# POPULATIONSDYNAMIK UND LEBENSZYKLEN INTERSTITIELLER ACOELA UND MACROSTOMIDA (TURBELLARIA)

Untersuchungen an einem mittel-lotischen Sandstrand der Nordseeinsel Sylt

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von

Anno Faubel
aus Groß-Düngen/Kr. Hildesheim

Göttingen 1975

# POPULATIONSDYNAMIK UND LEBENSZYKLEN INTERSTITIELLER ACOELA UND MACROSTOMIDA (TURBELLARIA)

Untersuchungen an einem mittel-lotischen Sandstrand der Nordseeinsel Sylt

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Anno Faubel
aus Groß-Düngen/Kr. Hildesheim

Göttingen 1975

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 7

Referent: Professor Dr. P. Ax

Korreferent: Professor Dr. W. Funke

Tag der mündlichen Prüfung: 30. 4. 1975

Die vorliegende Arbeit entstand am Systematisch-Geobotanischen Institut der Universität Göttingen. Die Durchführung der Geländearbeiten wurde aus Mitteln des Landes Niedersachsen gefördert.

Zu besonderem Dank verpflichtet bin ich Herrn Prof. Dr. H. Freitag, der die Arbeit anregte und betreute. Herrn K.Lewejohan danke ich für die Bestimmung einiger kritischer Formen, Herrn Dr. H. Muhle für die kritische Durchsicht der Wassermoose, Herrn Dr. K. Mädler ( Hannover ) für die Bestimmung der meisten Characeen, sowie Herrn Dr. G. Dersch für wertvolle Hinweise zum Bestimmen der schwierigen Callitriche- und Ranunculus-Arten.

Weiter danke ich allen Mitarbeitern des Institutes, die mich während der Arbeit unterstützt haben, vor allem Herrn Dr. A. Gerlach und Frl. Karin Herwig. Frl. Silke Heyden ( Braunschweig ) danke ich für ihre Hilfe bei der Geländearbeit, ohne die das Zustandekommen der Arbeit nicht möglich gewesen wäre.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41534921_0067

# Inhalt


| | Seite |
|---|---|
| A. Einleitung | 1 |
| B. Lebensraum und Methodik | 2 |
| C. Abundanz und Verteilung | 6 |
| I. Acoela | 12 |
| II. Macrostomida | 19 |
| D. Populationsdynamik und Zonierung | 24 |
| I. Sandhang-Bewohner | 28 |
| II. Hang-Watt-Bewohner | 38 |
| III. Watt-Bewohner | 62 |
| E. Dispersion | 82 |
| F. Lebenszyklen | 101 |
| I. Univoltiner Zyklus | 104 |
| II. Polyvoltiner Zyklus | 113 |
| 1. Arten mit kontinuierlicher Geschlechtsreife im Jahr | 113 |
| 2. Arten mit diskontinuierlicher Geschlechtsreife im Jahr | 119 |
| 3. Arten mit einer begrenzten Geschlechtsreife im Jahr | 128 |
| Zusammenfassung | 136 |
| Literatur | 140 |

## A. Einleitung

Vom Gezeitensandstrand der Nordseeküste liegen bisher nur für wenige Arten der Acoela und Macrostomida ökologische Studien vor (DÖRJES 1968b; PAWLAK 1969).

In dem laufenden Forschungsprogramm zur Biologie der interstitiellen Fauna von Sylt führte ich daher in den Jahren 1972 - 1973 quantitativ ökologische Untersuchungen zur Populationsdynamik, Verteilung und jahreszeitlichen Entwicklung mesopsammaler Acoela und Macrostomida durch.

Trotz intensiver systematischer Untersuchungen aus jüngerer Zeit (DÖRJES 1968a; PAWLAK 1969) war eine relativ große Formenfülle neuer Arten aus beiden Ordnungen noch unbearbeitet geblieben. Für den Sandstrand vor der alten Litoralstation sind 23 Acoela und insgesamt 13 Macrostomida nachgewiesen (FAUBEL 1974a und b).

Im folgenden werden für 25 Arten Besiedlungsdichten, abundanzdynamische Prozesse sowie jahreszyklische Migrationen im Sandstrand aufgezeigt.

Nach dem Prinzip des "mean crowding" (LLOYD 1967) wurde mit statistischen Mitteln versucht, die Besiedlungsdichte der Wattfauna in ihrem Dispersionsgrad zu analysieren.

Aus der Populationsdynamik, der kontinuierlichen Beobachtung des Freilandmaterials sowie aus Hälterungsversuchen war es möglich, für 19 Arten der Acoela und Macrostomida die Lebenszyklen aufzuklären.

## B. Lebensraum und Methodik

Die Untersuchungen wurden am Gezeitensandstrand vor der alten Litoralstation der Biologischen Anstalt Helgoland in List auf Sylt von Mai 1972 bis Dezember 1973 durchgeführt.

Der Biotop ist bereits ausführlich charakterisiert (SCHMIDT 1968; WESTHEIDE 1968; AX 1969; PAWLAK 1969; HARTWIG 1973).

Der mittel-lotische Strandabschnitt wird in ein lenitisches, aus Mittelsanden mit geringem Feinsandanteil bestehendes Sandwatt und einen mittel- bis grobsandigen Sandhang unterteilt.

Die unterschiedliche Deklination des Hanges während ruhiger (Juli 1973) und stürmischer Wetterperioden (Nov. 1972) zeigt die Instabilität mittel-lotischer Strände (Tab. I). Lang anhaltende Stürme (vorwiegend aus südlichen und östlichen Richtungen) bewirken bisweilen eine Verlagerung des "Strandknicks" (SCHMIDT 1968) bis zu 5 m in das Watt hinein.

Tabelle I. Deklination des Sandhanges.

| Sandhang | 2 - 3 m | 6 - 7 m | 9 - 10 m | 13 - 15 m |
|---|---|---|---|---|
| Nov. 1972 | 2° 20' | 4° 30' | 4° 30' | 5° 25' |
| Juli 1973 | 6° 43' | 5° 50' | 7° 40' | 3° 20' |

Der "Sandknick" (0-Marke) bildet die Grenzlinie zwischen Sandhang und Sandwatt.

Das Sandwatt zeigt im Vertikalprofil einen hellen Oxidationshorizont und eine nur wenige Zentimeter darunterliegende, schwarz gefärbte Reduktionsschicht. Die Grenzlinie dieser Zonen verschiebt sich im Jahresablauf (EHLERS

1973; HOXHOLD 1974). Horizontal kann sich die FeS-Schicht in sehr warmen Sommermonaten auch bis in strandnahe Abschnitte ausdehnen.

Der Sandhang wird in einen unteren, mittleren und oberen Hang unterteilt (SCHMIDT 1968; AX 1969). Ebenso wird das Watt in einen vorderen (2 - 15 m), mittleren (15 - 40 m) und hinteren Abschnitt (40 - NWL) aufgeteilt. Der "Strandknick" umfaßt den Bereich von 1 m Hang bis 2 m Watt.

Durch den regelmäßigen Wechsel der Gezeiten werden die Bodentemperaturen von Watt und Hang von äußeren Faktoren (Luft, Sonneneinwirkung, Regen, Schnee) und inneren Faktoren (Art des Bodens, dessen Wassergehalt, Wärmeleitfähigkeit) sehr stark beeinflußt (LINKE 1939; WESTHEIDE 1967; HARTWIG 1973). Oberflächige Sedimentschichten weisen im Tages- wie Jahresverlauf erhebliche Temperaturschwankungen auf. Dagegen bleiben in tieferen Zonen und besonders im subterranen Grundwasser die Temperaturen relativ stabil und zeigen im Jahresgang wesentlich geringere Veränderungen (BRINCK, DAHL u. WIESER 1955; WESTHEIDE 1967; JANSSON 1967; SCHMIDT 1968; HARTWIG 1973). Abb. 1 zeigt den unterschiedlichen Verlauf des jahreszyklischen Temperaturganges zwischen freiem Wasser und Wattboden sowie dem Grundwasserbereich des mittleren und oberen Sandhanges.

Bei den quantitativen Untersuchungen wurden im monatlichen Turnus zur Zeit des niedrigsten Wasserstandes Profile quer zur Wasserlinie durch den Sand gelegt. Den Bezugspunkt bildete stets der "Strandknick" (0-Marke). Eine ausführliche Darstellung der Methodik findet sich bei SCHMIDT (1968) und AX (1969).

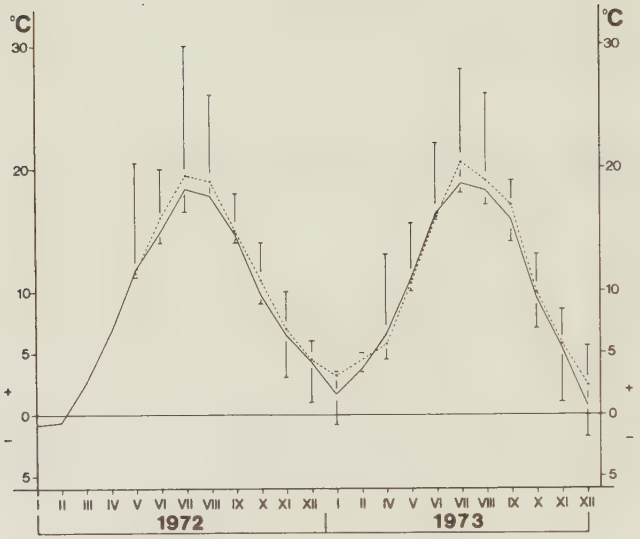



Abb. 1. Gang der Temperatur im freien Wasser (gezogene Linie), im Grundwasser des mittleren Sandhanges (gestrichelte Linie) und Temperaturintervalle oberflächiger Sedimentschichten (senkrechte Linien). Die Kurven resultieren aus Mittelwerten der jeweiligen Monate.

Die Marken der Probenorte wurden relativ eng gesetzt, um Verlagerungen der Besiedlungsschwerpunkte im Jahresverlauf erfassen zu können. Im vorderen Sandwatt lagen die Probenorte bis 10 m in Meterabständen; von 10 - 30 m wurden alle 2 m, von 30 - 50 m alle 2,5 m und von 50 m bis zur NWL (Niedrigwasserlinie) alle 5 m Proben entnommen. Im Sandhang folgten die Marken bis 11 m wiederum in Meterabständen, weiter landeinwärts lagen sie dann bei 12,5 m, 14 m und 16 m.

Mit kalibrierten Glasröhrchen (Durchmesser 3,6 cm, Höhe 10 cm) habe ich im Watt Substratzylinder von 10 cm Länge ausgestochen. Der Sedimentkern wurde sofort halbiert. Anschließend sind die oberen 5 cm (50 ccm) nochmals in je 2,5 cm lange Kerne (25 ccm) unterteilt worden. Die Teilproben wurden gesondert untersucht. Im Sandhang wurden durch die gesamte Feuchtsandzone von der Hangoberfläche bis zum Grundwasserspiegel mit den Röhrchen 5 cm hohe Sedimentzylinder abgesteckt. Die obersten 5 cm der Probenmarke 1 m Hang sind ebenso wie die des Sandwatts nochmals aufgeteilt worden.

Um aus tieferen, wassergesättigten Schichten des Hanges und vorderen Wattes Untersuchungsmaterial zu erhalten, wurde eine von SCHMIDT (1968) und AX (1969) beschriebene, aufklappbare Metallröhre ins Substrat getrieben. Der so erhaltene Sedimentzylinder ist sofort in 5 cm lange Kerne zerlegt und in Glasröhrchen abgefüllt worden.

Im Labor wurden die Proben anschließend mit Hilfe der leicht modifizierten Seewasser-Eistechnik nach UHLIG (SCHMIDT 1968; AX 1969; UHLIG, THIEL u. GRAY 1973) extrahiert. Die Acoela und Macrostomida verlassen mit der modifizierten Uhlig-Methode nahezu quantitativ das Sediment.

Nicht sofort aufbereitbare Proben sind in Thermoschränken bei den im Freiland gemessenen Temperaturen gehältert worden.

## C. Abundanz und Verteilung

Über die Zusammensetzung der Gesamtturbellarien am Sandstrand vor der alten Litoralstation wurden von Februar bis Oktober 1973 quantitative Studien durchgeführt (Tab.II).

Tab. II. Prozentualer Anteil der Macrostomida, Acoela, Proseriata und Neorhabdocoela an der Turbellarienfauna. Für einen direkten Vergleich mit den Werten von SOPOTT (1973, Tab. I) sind folgende, übereinstimmende Probenserien ausgewertet worden: im Sandhang alle 1m, 2m, 3m, 4m, 5m, 6m, 7m, 8m, 9m, 10m, 12,5m und 15 m; im Sandwatt wurden bis 10 m in Meterabständen, von 10 - 20 m alle 2 m und von 20 m - NWL alle 5 m Proben entnommen.

| Monate 1973 | | II | IV | VI | VIII | X |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Proben à 100 ccm | | 110 | 112 | 132 | 127 | 116 |
| Turbellaria | n | 6735 | 7076 | 17797 | 7042 | 4517 |
| Macrostomida | n | 392 | 657 | 504 | 227 | 355 |
| | % | 6 | 9 | 3 | 3 | 8 |
| Acoela | n | 4380 | 3732 | 14402 | 4372 | 2178 |
| | % | 65 | 53 | 81 | 62 | 48 |
| Proseriata | n | 1433 | 1798 | 1918 | 1817 | 1266 |
| | % | 21 | 25 | 11 | 26 | 28 |
| Typhloplanoida + Dalyellioida | n | 243 | 398 | 431 | 300 | 306 |
| | % | 4 | 6 | 2 | 4 | 7 |
| Kalyptorhynchia | n | 287 | 491 | 542 | 326 | 412 |
| | % | 4 | 7 | 3 | 5 | 9 |

Danach erweisen sich die Acoela als die individuenreichste Ordnung. Mit 81 % sind sie im Juni am stärksten repräsentiert.

Die Macrostomida hingegen treten ebenso wie die Neorhabdocoela nur in sehr geringer Abundanz auf.

Nach einer Aufnahme von SOPOTT (1973, Tab. I) aus demselben Biotop stellen in der Zeit von März bis Juli 1970 die Proseriata den dominierenden Anteil an der Turbellarienfauna. Dieser divergente Sachverhalt findet seine Erklärung in unterschiedlichen Temperaturverhältnissen einzelner Jahre. Im Winter 1969/70 sanken die Temperaturen über mehrere Monate im Mittel unter $0^{\circ}$ C (SOPOTT 1973; EHLERS 1973), im Winter 1972/73 dagegen erreichten sie die Null-Gradgrenze kaum (Abb. 1).

Milde Winter führen zu einer sehr starken Entfaltung der Acoela (Abb. 2). Die Individuenzahlen vom Mai/Juni des Jahres 1973 haben sich gegenüber denen des Vorjahres verdoppelt. In der Abundanzdynamik der Macrostomida sind dagegen zwischen den Gipfeln im Oktober 1972 und Oktober 1973 keine Unterschiede feststellbar (Abb. 3). Der Vergleich der Tab. II mit der Aufstellung von SOPOTT zeigt, daß sich diese temperaturabhängige Entfaltung der Acoela in anderen Ordnungen nicht abzeichnet. Die Individuenzahlen sind in beiden Aufnahmen sogar auffällig kongruent.

Die Temperatur ist für viele Arten der Acoela der bestimmende Faktor in abundanzdynamischen Prozessen. Hohe wie sehr niedrige Temperaturen haben über einen längeren Zeitraum einen starken Anstieg der Sterberate zur Folge.

Das Sandwatt und der Hang-Wattbereich stellen für Acoela und Macrostomida das Hauptsiedlungsareal mit teilweise immensen Abundanzwerten dar. Im mittleren und oberen Sandhang tritt eine markante Abnahme der Individuendichte ein.

Oberhalb der 15 m-Marke werden keine Interstitialräume mehr besiedelt.

Untersuchungen über die Besiedlungsdichten des Sandhanges verschiedener Strände in den letzten Jahren haben ergeben, daß eine sehr starke Faunenkonzentration in den oberen Schichten der Feuchtsandzone liegt und diese Region den spezifischen Lebensraum der marin-subterranen Sandmikrofauna bildet (RENAUD-DEBYSER 1963; FENCHEL, JANSSON u. von THUN 1967; JANSSON 1968; SCHMIDT 1968; AX 1969). Abweichend hiervon ist für die geringe Zahl subterran lebender Acoela und Macrostomida gerade das Küstengrundwasser und eine schmale Zone oberhalb der Grundwasserlinie das typische Siedlungsareal.

Die graphischen Darstellungen der einzelnen Monatsprofile wurden stark schematisiert und nicht maßstabsgerecht gezeichnet.

Die Entfernungen der jeweiligen Probenorte sind im hinteren und mittleren Watt sehr viel stärker verkürzt als im Sandhang und vorderen Watt. An der Basis der Diagramme kann in Metern der reale Abstand vom Strandknick (Bezugspunkt) abgelesen werden. Das dunkle Raster kennzeichnet die Lage der Reduktionszone.

Die Hangprofile erscheinen durch die horizontale Stauchung stark überhöht. Die fett ausgezogene Linie im Hang (GWL = Grundwasserlinie) gibt die Höhe des Grundwasserspiegels an.

Die Lage der MNWL (mittlere Niedrigwasserlinie) und MHWL (mittlere Hochwasserlinie) markieren senkrechte Pfeile.

Die obersten beiden Kästchen der Wattprofile und der 1 m-Hangmarke entsprechen jeweils einem Volumen von 25 ccm Sediment. Alle übrigen Kästchen sind einer Substratmenge von 50 ccm äquivalent.

In den Abbildungen zur Abundanzdynamik gibt die gestrichelte Linie den Temperaturverlauf wieder.

In den Schemata zur Horizontalverteilung zeigen die gerasterten Flächen den Lebensraum an. Ein dicker Balken kennzeichnet das Hauptsiedlungsareal der betreffenden Art. Areale mit schwacher, aber regelmäßiger Besiedlung werden durch einen dünnen Balken dargestellt.

Die monatlichen Profile wurden immer zu Beginn jeden Monats genommen. Die Untersuchung im Februar 1973 lag in der Monatsmitte (15. - 20.). Im März 1973 konnte keine Untersuchung erfolgen. In den Abbildungen zur Abundanzdynamik und der Lebenszyklen werden folglich nur die Verhältnisse Mitte Februar wiedergegeben.

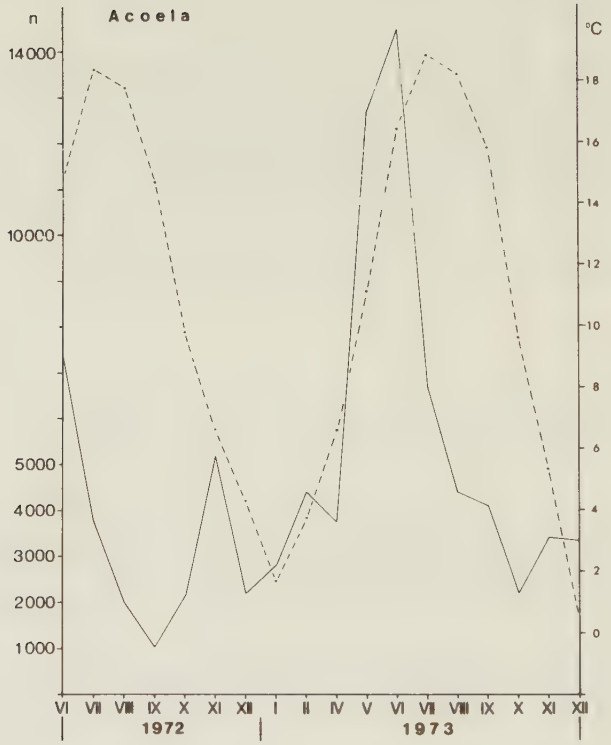



Abb. 2. Jahreszeitliche Fluktuation der Acoela.

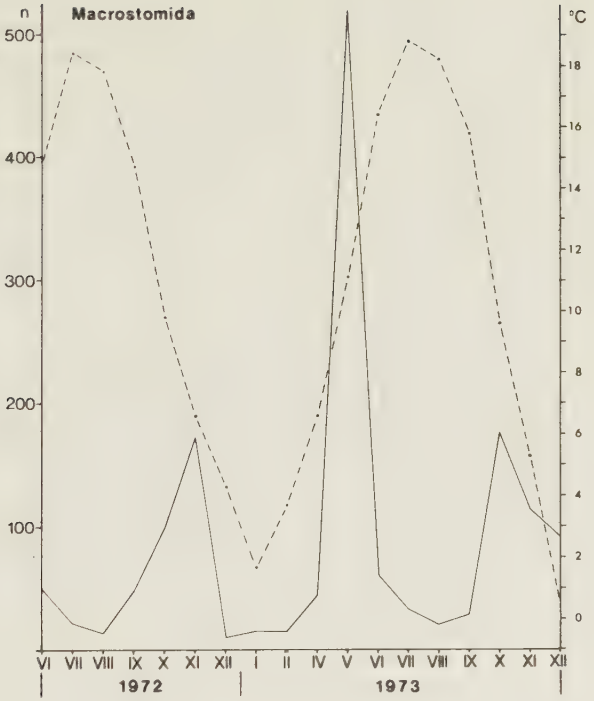



Abb. 3. Jahreszeitliche Fluktuation der Macrostomida.

## I. Acoela

Die Jahreskurve der Gesamtmikrofauna (excl. Protozoa) zeigt ein Jahresmaximum der Entfaltung im Oktober (SCHMIDT 1968). Hiervon abweichend liegt das Maximum der Acoela in den Monaten von April bis Ende Juni (Abb. 2). Nach einem starken Abfall in den warmen Sommermonaten folgt im Herbst wiederum ein geringer Anstieg der Individuenzahlen. Ein Minimum der Besiedlung ist im Winter vorhanden, aber in den beiden Untersuchungsjahren nicht sehr stark ausgeprägt.

Die Besiedlungsgrenze liegt landwärts etwa bei der MHWL. Das Supralitoral wird mit wenigen Ausnahmen nicht besiedelt. Zur Seeseite erstreckt sich der Lebensraum bis in das Sublitoral. Die MNWL hat keinen Einfluß auf die Besiedlung im Watt (Abb. 4 - 7).

Die unterschiedliche Besiedlungsdichte und deren Dynamik ist für die eulitoralen Strandabschnitte Hang, Hang-Watt und Watt in Tab. II zusammengestellt. Die Individuenzahlen der drei Abschnitte verhalten sich zur Zeit maximaler Entwicklung (Juni 1973) wie 1 : 250 : 23 und zur Zeit minimaler Entfaltung (Okt. 1973) wie 1 : 138 : 66. Das Verhältnis Minimum zum Maximum lautet für das Jahr 1973 im Hang-Wattbereich 1 : 6 und im Sandwatt 1 : 4, im Jahr zuvor für beide Abschnitte 1 : 7.

Im mittleren und oberen Sandhang leben acoele Turbellarien nur im Grundwasser und in der schmalen Zone oberhalb der GWL. Die Individuendichte liegt noch unter 1 Individuum pro 100 ccm (Tab. III). Bereiche oberhalb 15 m werden nicht mehr besiedelt. Der Strandknick stellt für acoele Turbellarien keine Faunenscheide dar.

Der untere Hang und das vordere Watt sind der Hauptlebensraum der Acoela (cf. DÖRJES 1968b) und der Proseriata (cf. SOPOTT 1973). In diesem Strandabschnitt bestehen

besonders günstige Lebensbedingungen aufgrund verschiedener abiotischer und biotischer Faktoren (SCHMIDT 1968; HARTWIG 1973): geringe Schwankungen der Temperatur und Salinität, ausreichendes Sauerstoffangebot und großes Nahrungsdepot an Diatomeen und organischen Detritus.

Sehr stark werden in der ufernahen Zone die beiden obersten Zentimeter des Interstitiums besiedelt. Aus 25 ccm (0 m-Marke, Juni 1973) wurden 3660 Individuen extrahiert. Die darunterliegenden 25 ccm enthielten nur noch 120 Tiere. Ab 3 m Hang landwärts nimmt dagegen die Individuendichte in wassergesättigten Substratzonen zu.

Sinken die Temperaturen im Winter unter $0^{\circ}$ C, setzt eine vertikale wie horizontale Migration aus dem vorderen Watt in Richtung unterer Sandhang ein.

Im Sandwatt werden generell nur die obersten, oxidativen Substratschichten bewohnt, doch besiedeln auch einige Arten reduzierte Zonen. In intensiv schwarz gefärbten, anaeroben Sedimenten kommen keine Turbellarien vor (cf. SOPOTT 1973; EHLERS 1973; HOXOLD 1974). Erst in sulfidfreien Schichten des vorderen Watts ist eine zunehmende Besiedlung tieferer Regionen feststellbar.

In sehr warmen Sommermonaten und kalten Wintermonaten weisen strandnahe und weniger exponierte Abschnitte im hinteren Watt eine größere Individuendichte auf als mittlere Wattgebiete.

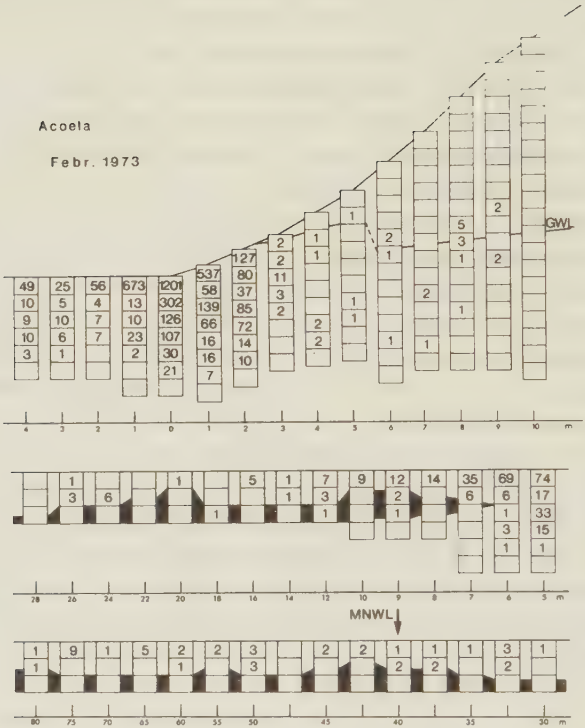



Abb. 4. Verteilungsmuster der Acoela. Februar 1973.

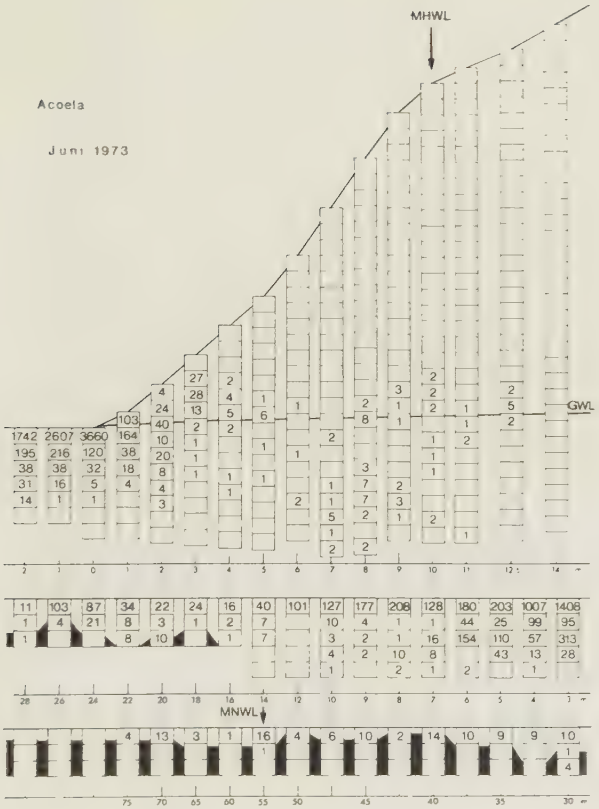



Abb. 5. Verteilungsmuster der Acoela. Juni 1973.

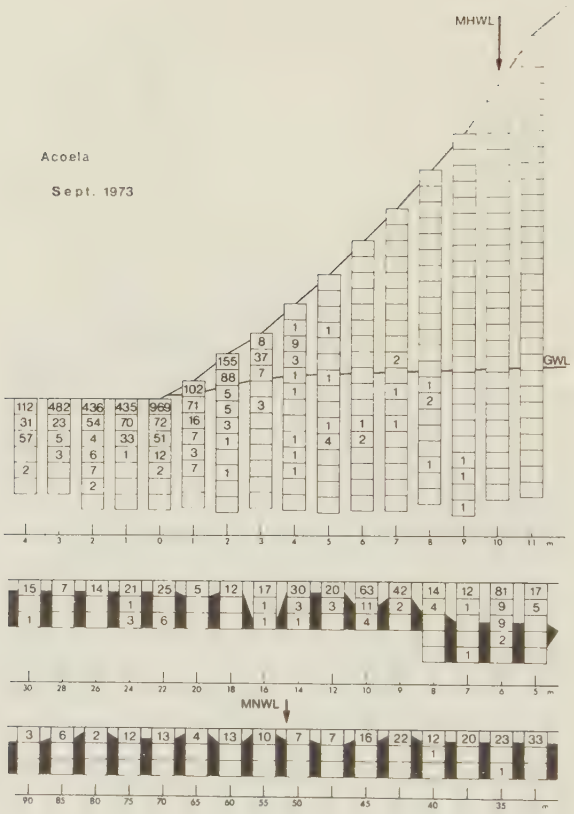



Abb. 6. Verteilungsmuster der Acoela. September 1973.

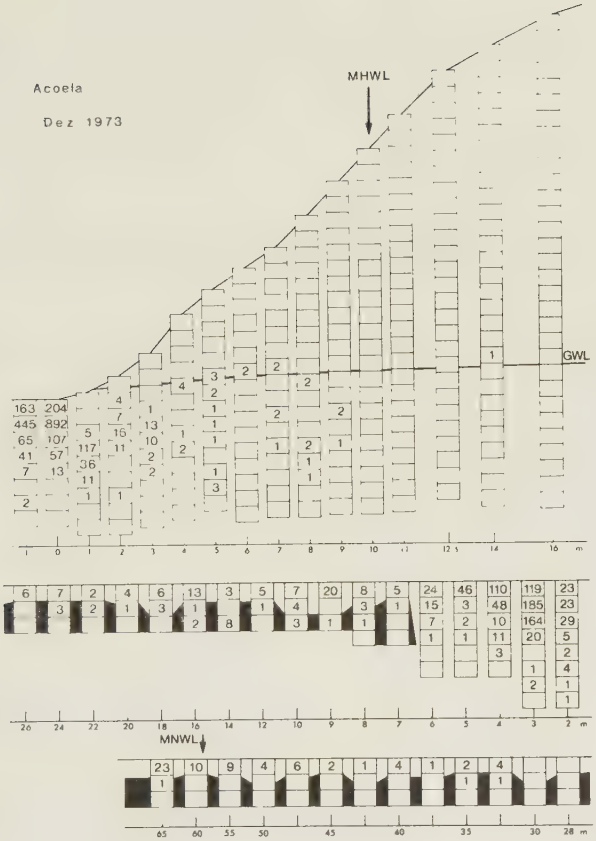



Abb. 7. Verteilungsmuster der Acoela. Dezember 1973.

Tab. III. Abundanzdynamik der Acoela im Eulitoral, Sandhang, Hang-Watt und Sandwatt

| | | Eulitoral | | | Sandhang (6 m - HWL) | | | Hang - Watt | | | Sandwatt (15 m - NWL) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | n | Proben a 100ccm | n / 100ccm | n | Proben a 100ccm | n / 100ccm | n | Proben a 100ccm | n / 100ccm | n | Proben a 100ccm | n / 100ccm |
| 1972 | Juni | 7376 | 156,5 | 47 | 42 | 88 | 0,5 | 7033 | 46,5 | 151 | 301 | 22 | 14 |
| | Juli | 3760 | 149,5 | 25 | 35 | 83,5 | 0,4 | 3631 | 44 | 83 | 94 | 22 | 4 |
| | Aug. | 2009 | 151 | 13 | 30 | 86 | 0,3 | 1917 | 43 | 45 | 62 | 22 | 3 |
| | Sept. | 1015 | 135,5 | 8 | 11 | 67,5 | 0,2 | 957 | 46 | 21 | 47 | 22 | 2 |
| | Okt. | 2064 | 147 | 14 | 30 | 78,5 | 0,4 | 1964 | 46,5 | 42 | 70 | 22 | 3 |
| | Nov. | 5175 | 122,5 | 42 | 22 | 58 | 0,4 | 5031 | 44,5 | 113 | 122 | 20 | 6 |
| | Dez. | 2194 | 85 | 26 | 21 | 39,5 | 0,5 | 2164 | 36,5 | 59 | 9 | 9 | 1 |
| 1973 | Jan. | 2874 | 75 | 42 | | | | 2496 | 40 | 62 | 99 | 21 | 5 |
| | Febr. | 4398 | 106,5 | 41 | 21 | 41 | 0,5 | 4315 | 43,5 | 99 | 62 | 22 | 3 |
| | April | 3734 | 132,5 | 28 | 16 | 63 | 0,3 | 3610 | 47,5 | 76 | 108 | 22 | 5 |
| | Mai | 12615 | 155,5 | 81 | 49 | 83,5 | 0,6 | 12383 | 51 | 243 | 183 | 21 | 9 |
| | Juni | 14453 | 183,5 | 79 | 83 | 107 | 0,8 | 13896 | 55,5 | 250 | 474 | 21 | 23 |
| | Juli | 6703 | 156,5 | 43 | 32 | 80,5 | 0,4 | 6235 | 54 | 116 | 436 | 22 | 20 |
| | Aug. | 4376 | 171 | 26 | 9 | 94 | 0,1 | 3923 | 53 | 74 | 444 | 24 | 19 |
| | Sept. | 4095 | 160 | 26 | 14 | 83,5 | 0,2 | 3747 | 52,5 | 71 | 334 | 24 | 14 |
| | Okt. | 2195 | 156,5 | 14 | 24 | 88,5 | 0,3 | 1858 | 46 | 40 | 313 | 22 | 14 |
| | Nov. | 3390 | 163,5 | 21 | 18 | 89 | 0,2 | 2968 | 54,5 | 55 | 404 | 20 | 20 |
| | Dez. | 3325 | 173,5 | 19 | 17 | 99 | 0,2 | 3189 | 55,5 | 58 | 119 | 19 | 6 |

## II. Macrostomida

Die Abundanzdynamik der Macrostomida gipfelt in zwei Maxima unterschiedlicher Höhe im Mai und Oktober/November. Die maximale Populationsentfaltung liegt im Mai. Ein Minimum der Besiedlung tritt jeweils in den Sommermonaten und Wintermonaten auf.

Die Arten der Gattung Paromalostomum Ax wurden schon von PAWLAK (1969) im Hinblick auf Populationsdynamik und Verteilung abgehandelt. Daher habe ich die Gattung Paromalostomum nicht regelmäßig ausgezählt.

Tab. IV. Abundanzwerte von Paromalostomum und der übrigen Macrostomida für einzelne Monate des Jahres 1973. Die Individuenzahlen resultieren aus den Probenserien wie in Legende der Tab. II angegeben.

| Monate 1973 | II | IV | VI | VIII | X |
|---|---|---|---|---|---|
| Macrostomida (n) | 392 | 657 | 504 | 227 | 355 |
| Paromalostomum (n) | 381 | 622 | 451 | 210 | 198 |
| übrige Macrostomida (n) | 11 | 35 | 53 | 17 | 157 |
| Anteil von Paromalostomum an Macrostomida | 97% | 94% | 89% | 92% | 55% |
| Verhältnis Paromalostomum/übrige Macrostomida | 35:1 | 18:1 | 9:1 | 12:1 | 1:1 |

Die Vertreter der Gattung Paromalostomum stellen demnach durchweg um 90 % aller Macrostomida (Ausnahme Oktober 1973, Tab. IV).

Der Lebensraum der Macrostomida (excl. Paromalostomum) reicht zur Zeit maximaler Entwicklung vom Sublitoral bis ins Supralitoral. Dagegen bleibt in den sehr warmen Sommermonaten das gesamte Watt unbewohnt (Abb. 8, 9).

Die Hauptsiedlungsgebiete sind die Bereiche ober- und unterhalb der Grundwasserlinie im Sandhang und die obersten, sauerstoffreichen Sedimente im Sandwatt. Die dunkle Reduktionszone wird nicht besiedelt. Die tieferen, sulfidfreien Substrate des vorderen Watts werden nur von einer Art bewohnt.

Obwohl die Individuendichte sehr gering ist, sind zum Vergleich mit Tabelle III die Abundanzwerte in Tabelle V zusammengestellt.

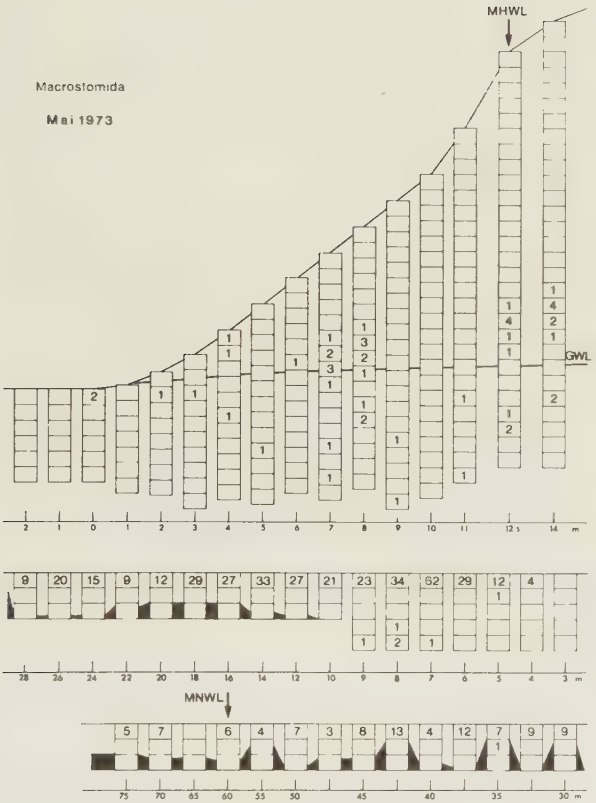



Abb. 8. Verteilungsmuster der Macrostomida. Mai 1973.

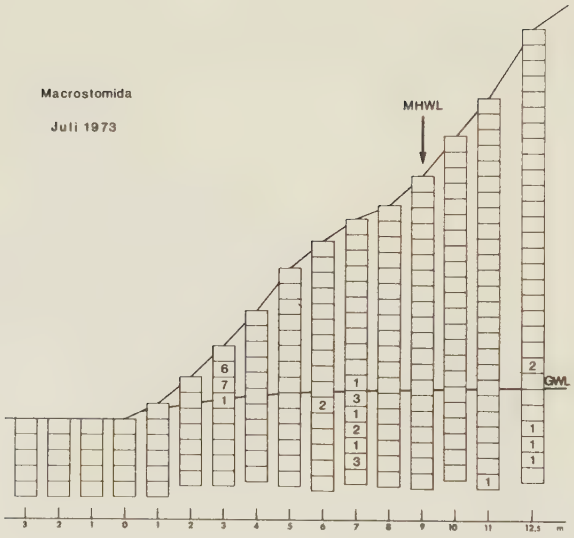



Abb. 9. Verteilungsmuster der Macrostomida. Juli 1973.

Tab. V. Abundanzdynamik der Macrostomida (excl. Gattung Paromalostomum) im Eulitoral, Sandhang, Hang-Watt und Sandwatt

| | | Eulitoral | | | Sandhang (6 m - HWL) | | | Hang-Watt | | | Sandwatt (15m - NWL) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | n | Proben a 100ccm | n / 100ccm | n | Proben a 100ccm | n / 100ccm | n | Proben a 100ccm | n / 100ccm | n | Proben a 100ccm | n / 100ccm |
| 1972 | Juni | 50 | 156,5 | 3 | 14 | 88 | 0,2 | 16 | 46,5 | 3 | 20 | 22 | 1 |
| | Juli | 22 | 149,5 | 2 | 14 | 83,5 | 0,2 | 6 | 44 | 1 | 2 | 22 | 0,1 |
| | Aug. | 14 | 151 | 1 | 14 | 86 | 0,2 | - | 43 | - | - | 22 | - |
| | Sept. | 48 | 135,5 | 4 | 18 | 67,5 | 0,3 | 30 | 46 | 7 | - | 22 | - |
| | Okt. | 96 | 147 | 1 | 16 | 78,5 | 0,2 | 56 | 46,5 | 12 | 24 | 22 | 2 |
| | Nov. | 172 | 122,5 | 14 | 25 | 58 | 0,4 | 52 | 44,5 | 12 | 95 | 20 | 5 |
| | Dez. | 73 | 85 | 1 | 3 | 39,5 | 0,1 | 5 | 36,5 | 1 | 65 | 9 | 7 |
| 1973 | Jan. | 15 | 75 | 2 | | | | 1 | 40 | 0,3 | 14 | 21 | 1 |
| | Febr. | 15 | 106,5 | 1 | 5 | 41 | 0,1 | 5 | 43,5 | 1 | 5 | 22 | 0,2 |
| | April | 43 | 132,5 | 1 | 13 | 63 | 0,2 | 19 | 47,5 | 4 | 11 | 22 | 1 |
| | Mai | 519 | 155,5 | 34 | 44 | 83,5 | 0,5 | 259 | 51 | 51 | 216 | 21 | 10 |
| | Juni | 60 | 183,5 | 3 | 39 | 107 | 0,4 | 21 | 55,5 | 4 | - | 21 | - |
| | Juli | 33 | 156,5 | 2 | 19 | 80,5 | 0,2 | 14 | 54 | 3 | - | 22 | - |
| | Aug. | 21 | 171 | 1 | 11 | 94 | 0,1 | 8 | 53 | 2 | 2 | 24 | 0,1 |
| | Sept. | 28 | 160 | 2 | 14 | 83,5 | 0,2 | 13 | 52,5 | 3 | 1 | 24 | - |
| | Okt. | 176 | 156,5 | 11 | 38 | 88,5 | 0,4 | 42 | 46 | 9 | 96 | 22 | 4 |
| | Nov. | 113 | 163,5 | 7 | 46 | 89 | 0,5 | 20 | 54,5 | 4 | 47 | 20 | 2 |
| | Dez. | 92 | 173,5 | 0,5 | 11 | 99 | 0,1 | 31 | 55,5 | 6 | 50 | 19 | 3 |

## D. Zonierung und Abundanzdynamik einzelner Arten

Die Abhandlung der einzelnen Spezies erfolgt über eine Dreigliederung des eulitoralen Strandes. Alle am Sandstrand vor der Litoralstation List siedelnden Arten sind zur detaillierten ökologischen Kennzeichnung ihres Lebensraumes in Tab. VI zusammengestellt.

Folgende Symbole werden verwendet: ⊕ = Hauptsiedlungsareal; + = Bereich mit schwacher, aber regelmäßiger Besiedlung, 5 - 20 % der Gesamtpopulation; · = Bereich, der nur selten besiedelt wird, weniger als 5 % der Gesamtpopulation; S = verstärktes Auftreten im Sommerhalbjahr, W = Winterhalbjahr.

Tab. VI. Siedlungsareale der Macrostomida und Acoela.

| Macrostomida | Hang ob. | Hang mittl. | Hang unt. | Strand-knick | Watt vord. | Watt mittl. | Watt hint. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Hang-Bewohner: | | | | | | | |
| Antromacrostomum armatum | ⊕ | + | · | | | | |
| Myozona purpurea | · | ⊕ | + | · | · S | | |
| Hang-Watt-Bewohner: | | | | | | | |
| Microstomum papillosum | | | ⊕ | + | · | | |
| Microstomum spiculifer | | · | ⊕ | + | · | · | |
| Watt-Bewohner: | | | | | | | |
| Bradynectes sterreri | | | | | ⊕ | | |
| Haplopharynx rostratus | | | | | ⊕ | | |
| Microstomum jenseni | | | | | ⊕ S | ⊕ | ⊕ W |

| Acoela | Hang ob. | Hang mittl. | Hang unt. | Strand-knick | Watt vord. | Watt mittl. | Watt hint. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Hang-Bewohner: | | | | | | | |
| Micoposthia listensis | · | ⊕ | | | | | |
| Actinoposthia biaculeata | | ⊕ | · | | | | |
| Antroposthia unipora | | ⊕ | + | | | | |
| Hang - Watt - Bewohner: | | | | | | | |
| Antroposthia axi | | | ⊕ | ⊕ | ⊕ | | |
| Simplicomorpha gigantorhabditis | | · | + W | ⊕ | + S | | |
| Haplogonaria syltensis | | · | + W | ⊕ | + S | · | · |
| Atriofronta polyvacuola | | · | + W | ⊕ | ⊕ S | · | |
| Pseudaphanostoma psammophilum | | | + W | ⊕ | ⊕ S | | |
| Haplogonaria psammalia | | | · | + | ⊕ | · | |
| Anaperus tvaerminnensis | | | · | + | ⊕ | · | · |
| Watt-Bewohner: | | | | | | | |
| Praeconvoluta minor | | | · | + | ⊕ | + | |
| Haplogonaria simplex | | | | · | ⊕ | · | |
| Philomecynostomum lapillum | | | · W | · | ⊕ | · | + |
| Pseudmecynostomum papillosum | | | | · | ⊕ | + | · |
| Pseudmecynostomum bruneofilum | | | | | ⊕ | + | · |
| Oligofilomorpha interstitiophilum | | | | + | ⊕ | ⊕ | · |
| Convoluella brunea | | | | · | ⊕ | ⊕ | · |
| Paedomecynostomum bruneum | | | · W | · | ⊕ | ⊕ | + |
| Postmecynostomum pictum | | | | + | ⊕ S | ⊕ | ⊕ W |
| Aphanostoma album | | | | · | ⊕ S | ⊕ | ⊕ W |

Von Macrostomum pusillum Ax, 1951, Myozona stylifera Ax, 1956, Paraproporus rosettiformis Faubel, 1974, Paratomella unichaeta Dörjes, 1966 und Nemertoderma spec. liegen nur Einzelfunde an diesem Strandabschnitt vor.

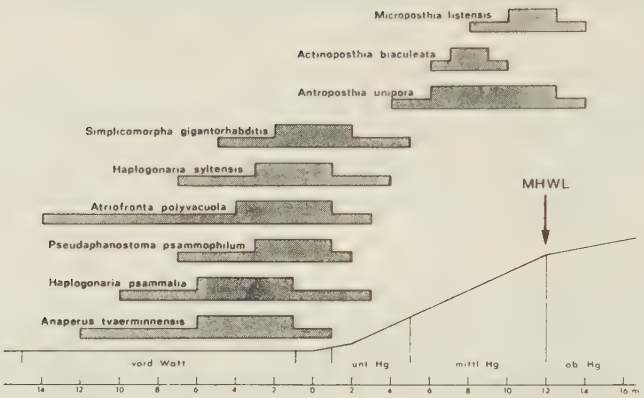



Abb. 10. Horizontalverteilung der Acoela. Sandhang- und Hang-Watt-Bewohner.

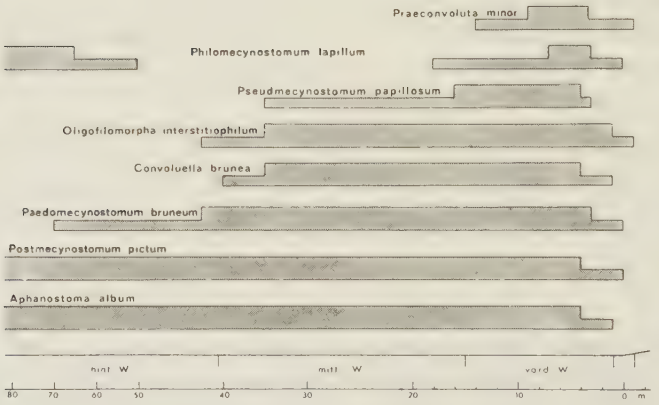



Abb. 11. Horizontalverteilung der Acoela. Watt-Bewohner.

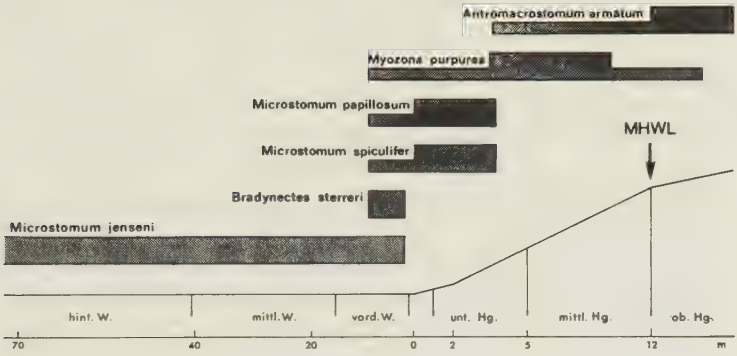



Abb. 12. Horizontalverteilung der Macrostomida. Sandhang-Hang-Watt- und Watt-Bewohner.

## I. Sandhang - Bewohner

### Microposthia listensis Faubel, 1974

Microposthia listensis siedelt vor der Litoralstation an der oberen Grenze des Eulitorals im Sandhang (Abb. 13). Der Hauptlebensraum umfaßt den schmalen Bereich von 8 - 12,5 m oberhalb der Grundwasserlinie. Gelegentlich konnten aber noch Tiere aus Proben bis 30 cm tief im Grundwasser extrahiert werden.

Veränderungen in der Lage der HWL und damit verbundene Salinitätsschwankungen ziehen keine Verlagerung des Siedlungsareals nach sich.

Die Population tritt an diesem Strandabschnitt in einer sehr geringen Individuendichte auf. Die dargestellten Monate (Abb. 13) repräsentieren Zeiten maximaler Entwicklung. In Winter- und sehr warmen Sommermonaten sind keine Tiere auffindbar.

### Actinoposthia biaculeata Faubel, 1974

Actinoposthia biaculeata ist ein typischer Grundwasserbewohner des mittleren Sandhangs (Abb. 15, 16). Das Siedlungsareal liegt zwischen 6 m und 9 m Hang. Die vertikale Vorkommensgrenze scheint im Grundwasser mit einer Tiefe von 45 cm noch nicht erreicht zu sein (Abb. 15, Juni).

A. biaculeata ist die häufigste Art unter den Sandhangbewohnern. Die größte Besiedlungsdichte mit 25 Individuen an der 8 m-Profilmarke wurde im Juni 1973 erreicht. Das Maximum der Populationsentfaltung liegt in den späten Frühjahrsmonaten (Mai/Juni), noch bevor die Wassertemperaturen ihren höchsten Wert erlangen (Abb. 14). Die Individuenzahlen haben sich gegenüber dem Vorjahr verdreifacht.

### Antroposthia unipora Faubel, 1974

Das Küstengrundwasser des unteren und mittleren Sandhangs ist der spezifische Lebensraum von Antroposthia unipora (Abb. 16, 17). Die Art vermag allem Anschein nach ebenso wie Actinoposthia biaculeata in sehr tiefe Bereiche des Grundwassers vordringen. In mehreren Profilen wurden noch aus 45 cm tiefen Proben Individuen extrahiert. Für einige Arten der Proseriata (SOPOTT 1973) und Neorhabdocoela (EHLERS 1973) ist ein Vorkommen bis zu 70 cm im Grundwasser des Sandhangs festgestellt worden. Die HWL bildet zum Supralitoral die obere Siedlungsgrenze.

Die annuelle Entwicklung ist klar mit dem Gang der Wassertemperaturen korreliert (Abb. 18). Ein Anwachsen der Temperaturen auf 14° C hat eine vermehrte Entfaltung der Population zur Folge. Mit dem weiteren Anstieg fallen die Individuenzahlen im August und September wieder rapide ab. Das winterliche Minimum stellt sich nach einem erneuten, geringfügigen Anwachsen der Population im Oktober/November ein.

### Antromacrostomum armatum Faubel, 1974

Das bevorzugte Siedlungsareal dieser Art ist die Zone oberhalb des Grundwasserspiegels im oberen Sandhang (12,5 - 14 m; Abb. 19). Die größte Individuendichte wurde im Juli 1973 mit 17 Tieren an der 12,5 m-Marke festgestellt. Aus 50 ccm Substrat extrahierte ich 9 Tiere.

Relativ schwach dagegen wird der Bereich des mittleren Hanges und das Grundwasser selbst besiedelt. Hin und wieder habe ich A. armatum sogar im unteren Hang gefunden (Tab. VI).

In den Wintermonaten wird der Schwerpunkt der Besiedlung in tiefere Regionen des Sandhangs verlegt, so daß bei relativ hohen Küstengrundwasserständen die Siedlungsräume nicht erreichbar sind (Abb. 20).

Die Abundanzdynamik zeigt ein Maximun der Besiedlung im Mai/Juni. Ein Minimum kann sich im Sommer (siehe 1973) ausbilden, wenn in dieser Zeit länger anhaltende, hohe Temperaturen auftreten.

### Myozona purpurea Faubel, 1974

Myozona purpurea ist ein spezifischer Bewohner des Sandhangs. In den Frühjahrsmonaten wurden einzelne Individuen auch im vorderen Watt gefunden, während in der kälteren Jahreszeit diese Abschnitte nicht besiedelt wurden (Abb. 21, 22; Tab. VI). Bei starken Überflutungen dringt Myozona purpurea auch in Gebiete des oberen Sandhangs ein.

Der typische Lebensraum ist das marine Küstengrundwasser und der Übergangsbereich zur Feuchtsandzone des mittleren Sandhangs. Die vertikale Siedlungsgrenze scheint ebenso wie bei Actinoposthia biaculeata und Antroposthia unipora tiefer als 45 cm im Grundwasser zu liegen. Die größte Individuendichte betrug 9 Tiere pro 50 ccm.

Die Abundanzdynamik (Abb. 23) zeigt im Jahresgang zwei Spitzen auf, deren eine in die Frühjahrsmonate und die andere in die Herbstmonate fällt. Das Minimum erstreckt sich über die Monate Juli/August. Im Winter werden Tiere nicht erfaßt, da der Schwerpunkt der Besiedlung in tiefere Regionen des Sandhangs verlegt ist.

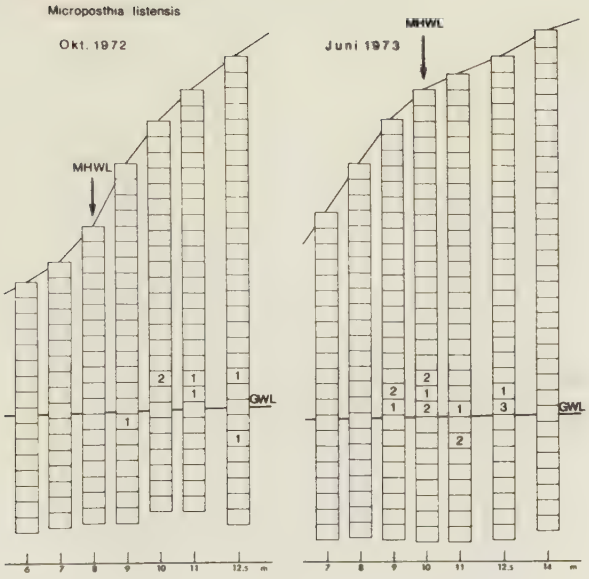



Abb. 13. Microposthia listensis. Verteilungsmuster. Oktober 1972, Juni 1973.

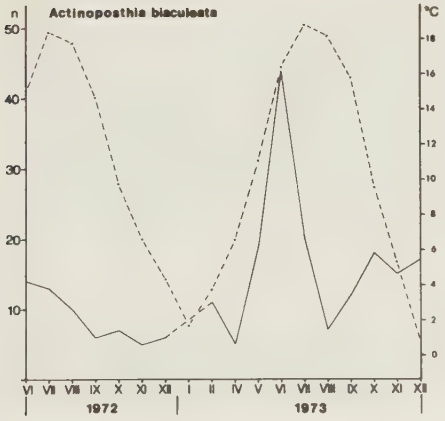



Abb. 14. Actinoposthia biaculeata. Abundanzdynamik.

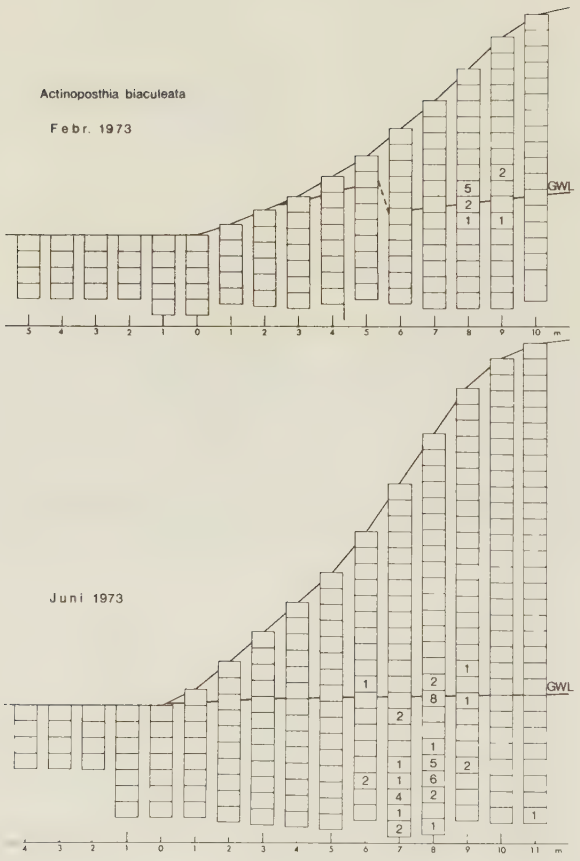



Abb. 15. Actinoposthia biaculeata. Verteilungsmuster. Februar 1973, Juni 1973.

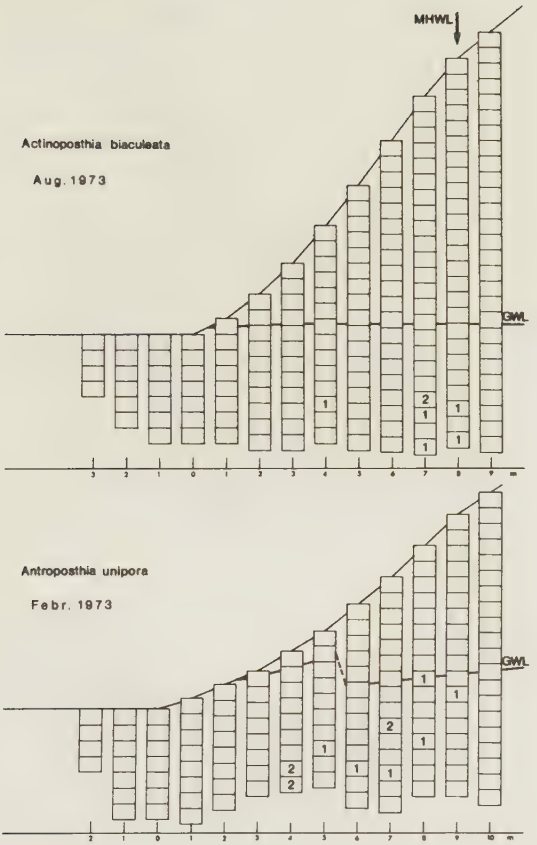



Abb. 16. Actinoposthia biaculeata und Antroposthia unipora. Verteilungsmuster.

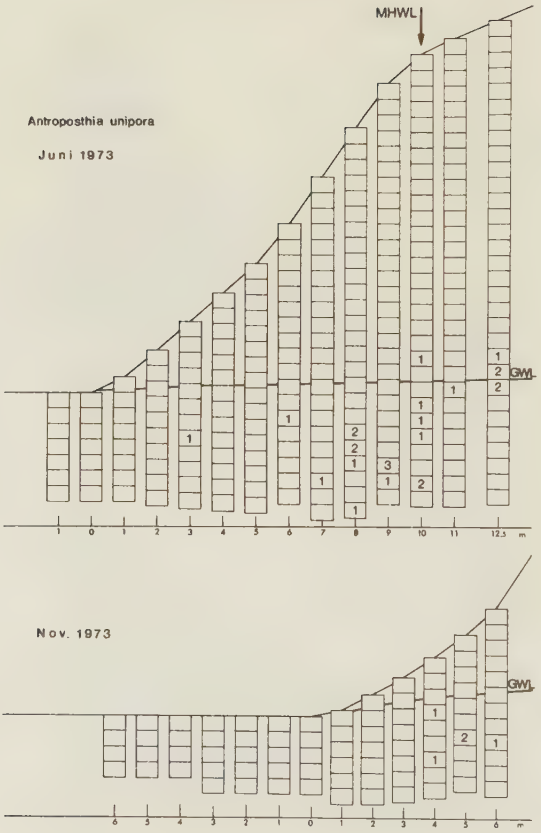



Abb. 17. Antroposthia unipora. Verteilungsmuster. Juni 1973, November 1973.

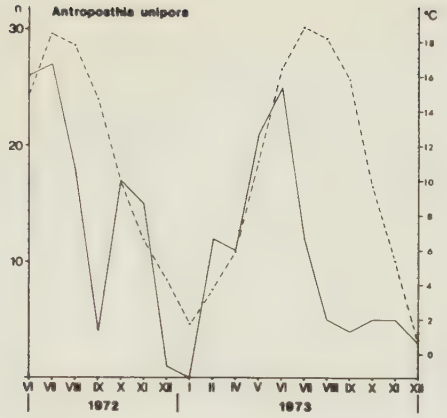



Abb. 18. Antroposthia unipora. Abundanzdynamik.

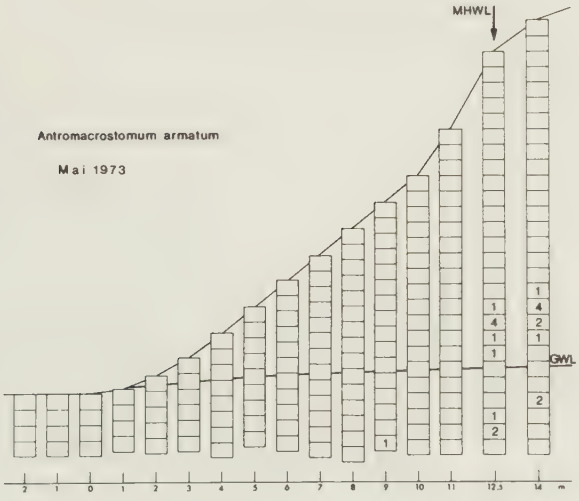



Abb. 19. Antromacrostomum armatum. Verteilungsmuster. Mai 1973.

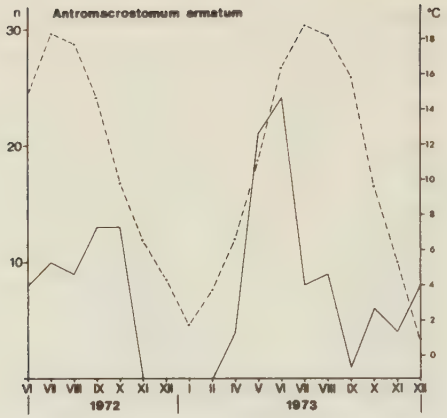



Abb. 20. Antromacrostomum armatum. Abundanzdynamik.

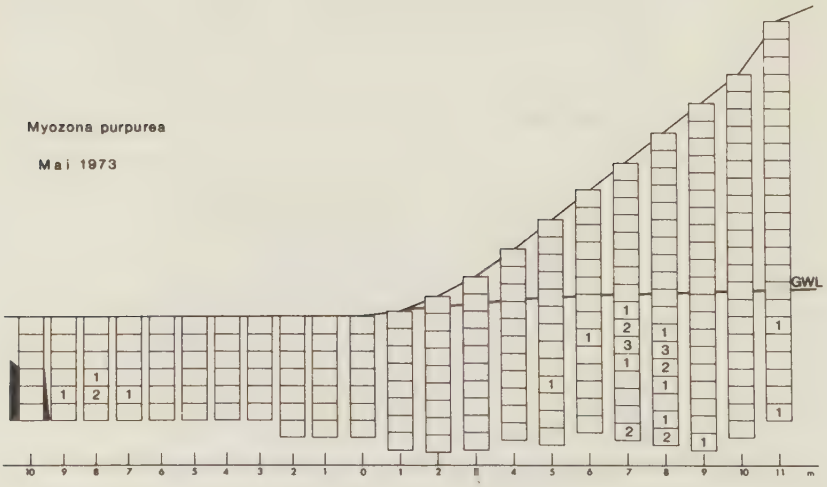



Abb. 21. Myozona purpurea. Verteilungsmuster. Mai 1973.

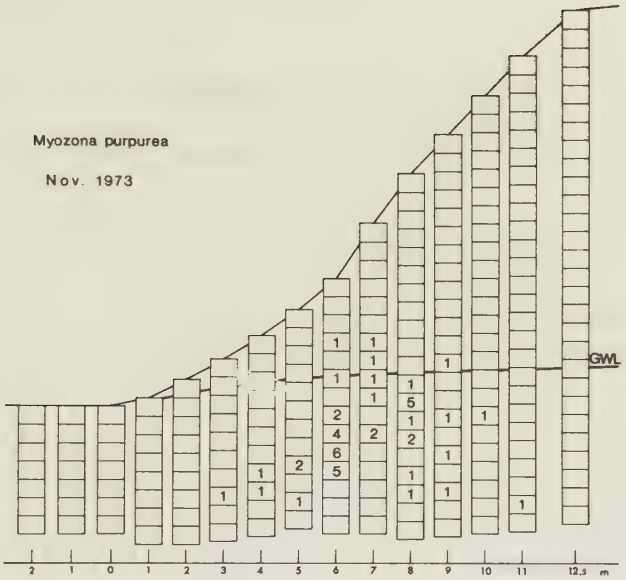



Abb. 22. Myozona purpurea. Verteilungsmuster. November 1973.

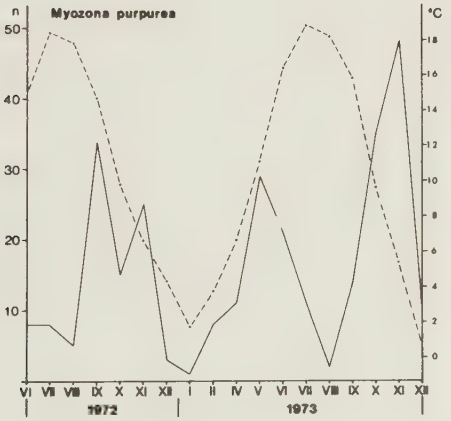



Abb. 23. Myozona purpurea. Abundanzdynamik.

## II. Hang - Watt - Bewohner

### Antroposthia axi Faubel, 1974

Antroposthia axi tritt am Sandstrand am Ostufer von List nur vereinzelt auf. Die Individuenzahlen pro Profilserie schwanken innerhalb 2 und 6 Tieren.

Das Siedlungsareal reicht von 5 m Hang bis in die oxidativen Abschnitte des vorderen Watts. Die Art lebt ausschließlich in tieferen Schichten des Interstitiums.

### Simplicomorpha gigantorhabditis Dörjes, 1968

Die Art ist ein typischer Vertreter mittel-lotischer, grobsandiger Sandstrände im Gebiet um Sylt (DÖRJES 1968b). Im Untersuchungsgebiet zählt S. gigantorhabditis mit einem Faunenanteil von 9 % zu den sehr individuenreichen Arten unter den Acoela. Im September 1973 enthielten an der 0 m-Marke die oberen 25 ccm 657 Individuen.

Das typische Siedlungsareal der Art ist der untere Sandhang, der Strandknick und das vordere Watt. Gelegentlich ist sie auch in Proben des mittleren Hanges enthalten (Abb. 24 - 26). Vertikal erstreckt sich der Lebensraum im vorderen Watt und Strandknick bis zu 30 cm. Im Grundwasser des Sandhangs werden Tiefen bis 45 cm erreicht (Jan. 1973).

S. gigantorhabditis zeigt im Jahresverlauf eine interessante, temperaturabhängige Migration (Abb. 27). In den Monaten Juni bis Sept./Okt. besiedeln bis zu 80 % der Population die obersten 2,5 cm des Interstitiums. Das Hauptsiedlungsareal liegt während dieser Zeit im Strandknick und vorderen Wattbereich. Mit dem verstärkten Absinken der Temperaturen im November verlagert sich der Schwerpunkt der Besiedlung zusehends in den Grundwasserbereich des unteren Sandhangs. Im Dez./Jan. 1972/73 sind alle Individuen in die tieferen Sedimente des unteren Sandhangs gewandert (Abb. 24, 27).

Das Maximum der Populationsentfaltung erreicht S. gigantorhabditis erst in den Monaten Sept./Okt. (Abb. 28). Das Minimum der Besiedlung liegt in den Wintermonaten.

### Haplogonaria syltensis Dörjes, 1968

Im Untersuchungszeitraum von Juni 1972 bis Dezember 1973 sind insgesamt 84751 Individuen der Acoela ausgezählt worden. Mit 42607 Tieren (50 %) ist Haplogonaria syltensis die dominierende Art des mittel-lotischen Sandstrandes vor der alten Litoralstation. Über die immense Populationsentfaltung liegen bereits mehrere Angaben vor (DÖRJES 1968b; SCHMIDT 1968; AX 1969; EHLERS 1973; HOXHOLD 1974).

Die größte Besiedlungsdichte liegt im grobsandigen Bereich des Strandknicks. Die Art lebt bevorzugt in den oberen Zentimetern; aus 25 ccm wurden im Juni (1973) 2763 Individuen extrahiert (Abb. 29 - 31).

Das Areal mit regelmäßiger Besiedlung erstreckt sich von 5 m Hang bis in die vordere Wattregion (Abb. 10). Gelegentlich treten aber auch einige Individuen im mittleren Sandhang sowie im übrigen Watt auf. Die in der Nähe der NWL gefundenen Tiere (z. B. April 1973) sind vermutlich mit dem ablaufenden Wasser verdriftet worden.

Tiefer gelegene Zonen des vorderen Watts, Strandknicks und des Grundwassers im Sandhang werden nur relativ schwach besiedelt. Der Lebensraum kann vertikal bis zu 40 cm ausgedehnt werden. Die gezeitenperiodische Feuchtsandzone des Sandhangs wird nicht bewohnt.

Das Siedlungsgebiet von H. syltensis hat sich offensichtlich gegenüber den Beobachtungen von DÖRJES aus den Jahren 1962 - 1965 (DÖRJES 1968a) aus den Gebieten oberhalb des Quellhorizontes in die Region des Strandknicks und vorderen Wattes verlagert.

H. syltensis läßt eine jahresperiodische, horizontale Migration erkennen (cf. DÖRJES 1968b). In den Monaten April bis September werden bis zu 82 % die Gebiete des Strandknicks und vorderen Watts besiedelt. Im Mai 1973 lebten in 25 ccm Sediment der 3 m Wattmarke 1131 Tiere. Zum Winter setzt eine Migration in Richtung unterer Sandhang ein. In diesen Monaten ist zugleich eine zunehmende Besiedlung tiefer exponierter Sande zu beobachten (Abb. 29, Dez., Jan.).

Diese horizontale Verlagerung der Siedlungsschwerpunkte im Jahresverlauf ist wahrscheinlich auf den Faktor Temperatur zurückzuführen. In den Regionen oberhalb des Quellhorizontes steigen die Temperaturen in den Sommermonaten stärker an als im vorderen Watt, da ausfließendes Küstengrundwasser eine Erwärmung durch die Sonneneinwirkung weitgehend aufhebt. Im Winter hingegen werden, bedingt durch den Austritt temperierten Küstengrundwassers, offensichtlich die wärmeren Gebiete des unteren Sandhangs bevorzugt aufgesucht. Eine Konkurrenz um den Lebensraum mit den Archiannelida (Trilobodrilus axi) und den Oligochaeten (DÖRJES 1968b) ist wohl auszuschließen, da die Siedlungsschwerpunkte der Arten keinen Kontakt erkennen lassen.

Die Abundanzdynamik erlangt ein Maximum in den Monaten April bis Juni (Abb. 32). Die hohen Temperaturen im Juli und August bewirken eine enorme Dezimierung der Population. Das Minimum der Besiedlung liegt daher in den Monaten September/Oktober. Im Oktober/November bildet sich erneut ein Maximum aus. Zum Winter sinkt die Population aber endgültig auf einen Minimalwert ab.

Atriofronta polyvacuola Dörjes, 1968

Atriofronta polyvacuola ist mit einem Anteil von 20 % an den Acoela nach Haplogonaria syltensis die häufigste Art am Sandstrand vor der alten Litoralstation.

Als typischer Grobsandbewohner reicht ihr Siedlungsareal vom unteren Sandhang bis in die vordere Wattregion. Außerhalb dieses Bereichs wurde A. polyvacuola nur selten gefunden. Die größte Populationsentfaltung erreicht die Art im Strandknick und vorderen Watt (Abb. 33 - 35).

Wie Simplicomorpha gigantorhabditis dringt auch A. polyvacuola sehr tief in das Sediment ein. Im Januar 1973 wurden bei 5 m Hang aus der untersten Probe (50 - 55 cm) 106 Individuen extrahiert. Im vorderen Watt ist die Art vertikal bis 30 cm anzutreffen.

A. polyvacuola nimmt nahezu das gleiche Siedlungsareal wie Haplogonaria syltensis ein, obwohl die Art als Diatomeenfresser nur in oberflächigen Substraten ein optimales Nahrungsangebot findet, reicht ihre größte Individuendichte mitunter bis 10 cm ins Interstitium hinab. Es ist anzunehmen, daß die Art dem immensen Populationsdruck von H. syltensis vertikal ausweicht.

Die jahresperiodische Vertikalverteilung von A. polyvacuola (Abb. 36) stimmt mit der von Simplicomorpha gigantorhabditis grundsätzlich überein. Der Schwerpunkt der Besiedlung liegt in den Sommermonaten im Strandknick und vorderen Watt. Die Mehrzahl der Individuen (90 %) hält sich in den oberen 5 cm des Interstitiums auf. Mit dem Absinken der Temperaturen im Herbst setzt eine vertikale wie horizontale Migration in Richtung unterer Sandhang ein. Im Dezember und Januar überwintert die gesamte Population im Grundwasser des unteren Sandhangs. Der Temperaturanstieg im Frühjahr löst eine entgegengerichtete Migration aus. Im Mai liegt der Schwerpunkt der Besiedlung wieder im vorderen Watt. In 2,5 - 5 cm Tiefe des Sediments halten sich etwa 70 % aller Individuen auf.

Die Abundanzdynamik stimmt weitgehend mit der Abundanzkurve von Haplogonaria syltensis überein. Die Art erlangt die größte Entfaltung noch bevor die Wassertemperaturen ihr Maximum erreichen (Abb. 37). Ein weiterer, aber wesentlich kleinerer Anstieg der Besiedlung tritt nochmals im Herbst auf. Zeiten mit minimalen Siedlungswerten fallen in die Monate August bis Oktober und Dezember bis Februar.

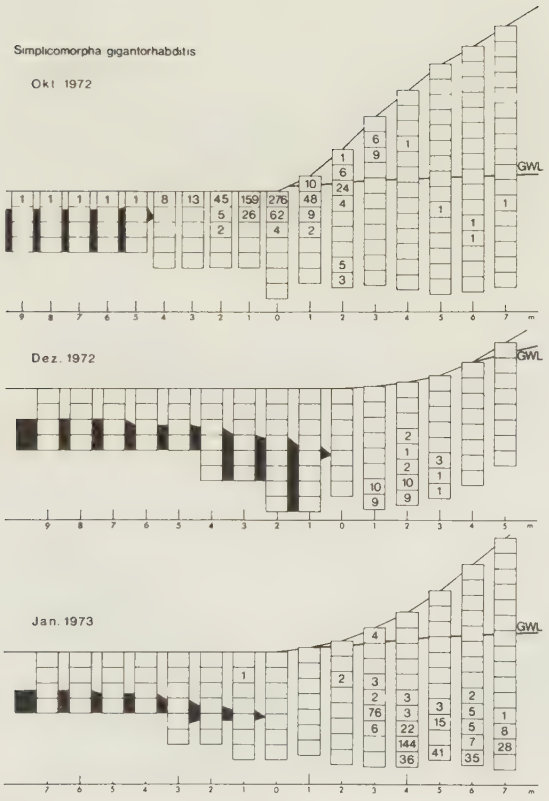



Abb. 24. Simplicomorpha gigantorhabditis. Verteilungsmuster. Oktober 1972, Dezember 1972, Januar 1973.

Abb. 25. Simplicomorpha gigantorhabditis. Verteilungsmuster. April 1973, Juni 1973, September 1973.

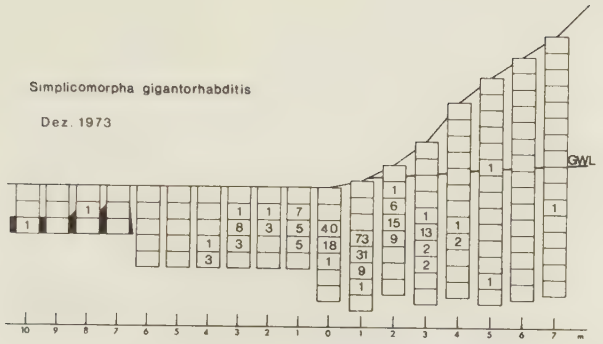



Abb. 26. Simplicomorpha gigantorhabditis. Verteilungsmuster. Dezember 1973.

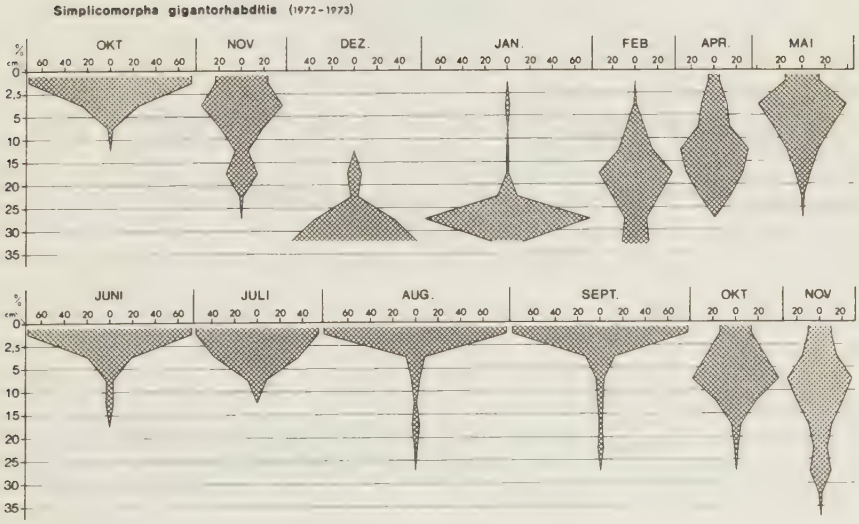



Abb. 27. Simplicomorpha gigantorhabditis. Vertikalverteilung im Sandwatt und unteren Hang (bis 3 m).

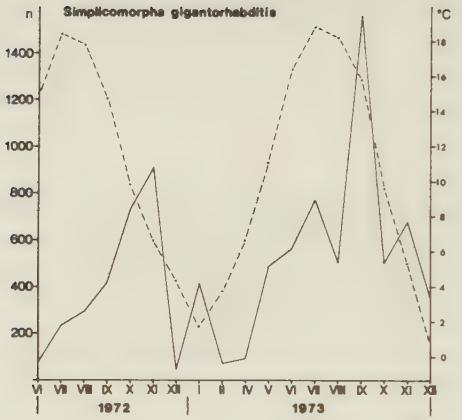



Abb. 28. Simplicomorpha gigantorhabditis. Abundanzdynamik.

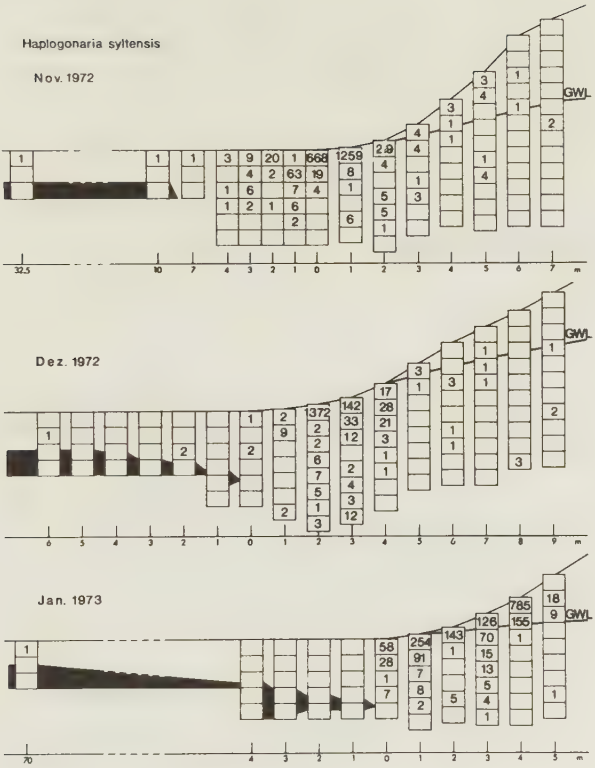



Abb. 29. Haplogonaria syltensis. Verteilungsmuster. November 1972, Dezember 1972, Januar 1973.

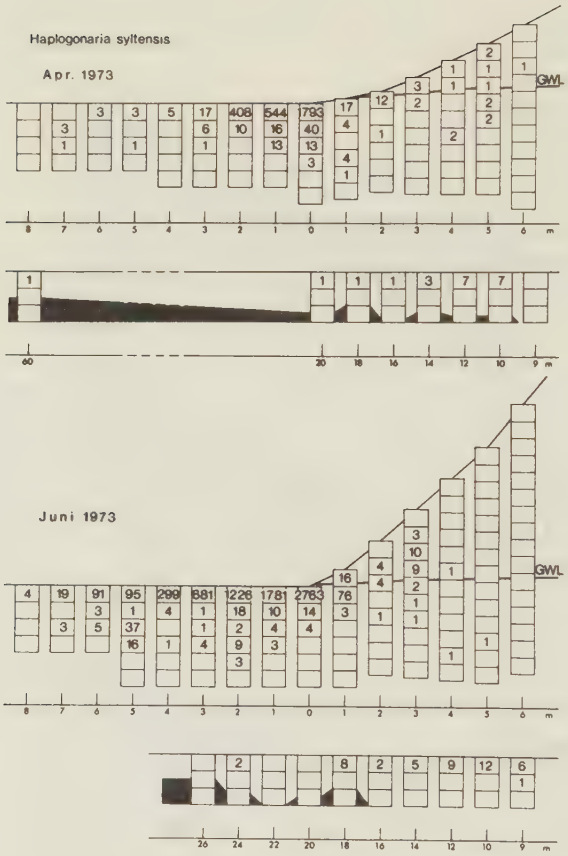



Abb. 30. Haplogonaria syltensis. Verteilungsmuster.
April 1973, Juni 1973.

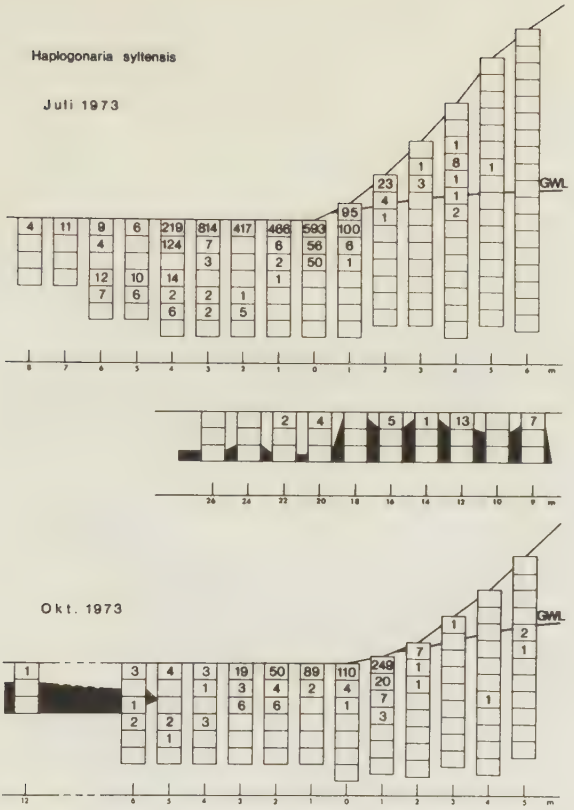



Abb. 31. Haplogonaria syltensis. Verteilungsmuster. Juli 1973, Oktober 1973.

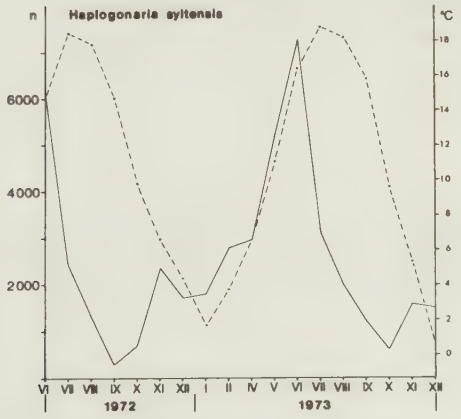



Abb. 32. Haplogonaria syltensis. Abundanzdynamik.

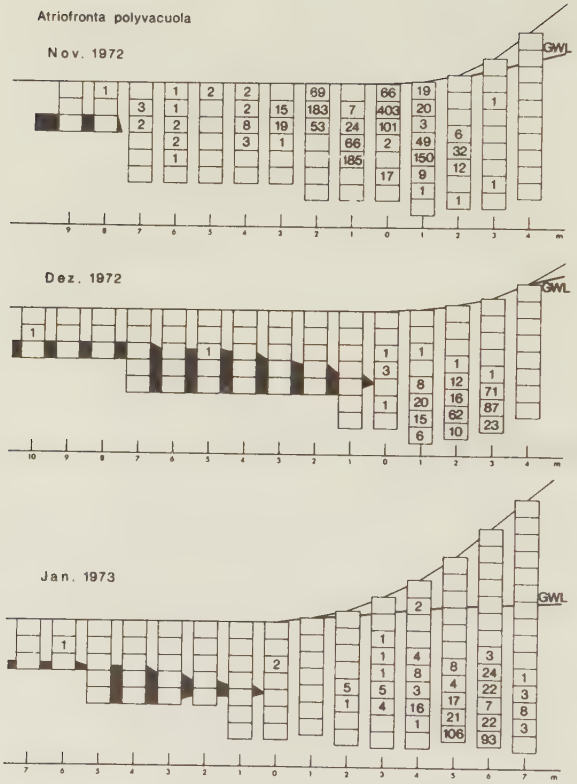



Abb. 33. Atriofronta polyvacuola. Verteilungsmuster. November 1972, Dezember 1972, Januar 1973.

Abb. 34. Atriofronta polyvacuola. Verteilungsmuster. Februar 1973, Mai 1973.

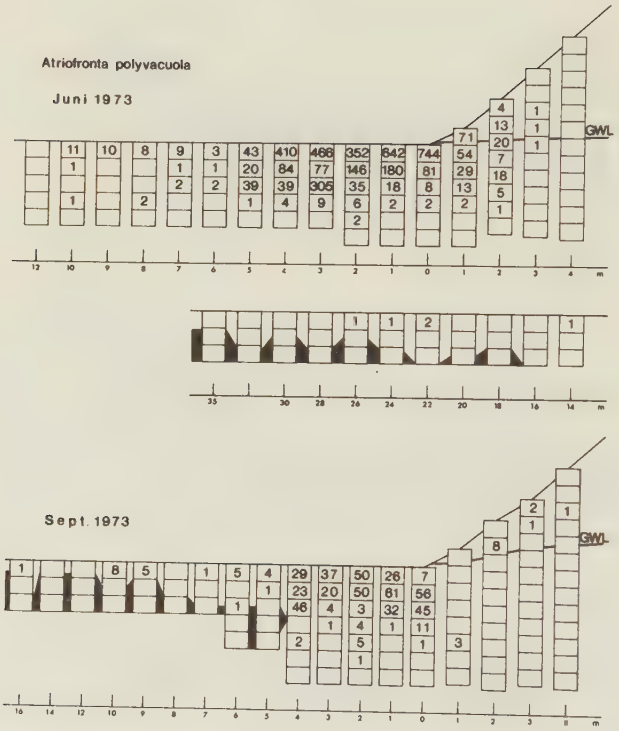



Abb. 35. Atriofronta polyvacuola. Verteilungsmuster. Juni 1973, September 1973.

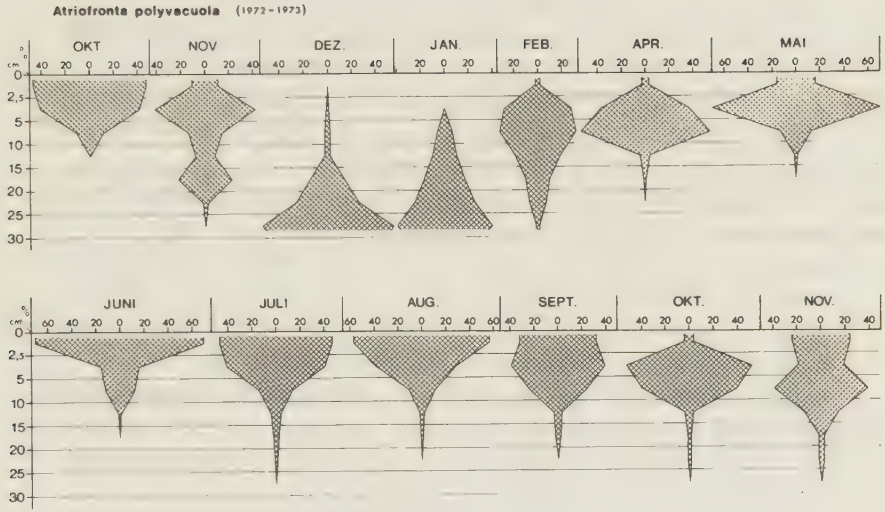



Abb. 36. Atriofronta polyvacuola. Vertikalverteilung im Sandwatt und unteren Hang (bis 3 m).

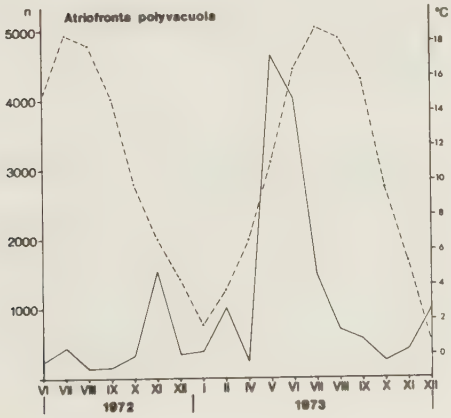



Abb. 37. Atriofronta polyvacuola. Abundanzdynamik.

### Pseudaphanostoma psammophilum Dörjes, 1968

Pseudophanostoma psammophilum besiedelt den Übergangsbereich Hang - Watt (cf. DÖRJES 1968b). Sie lebt vorwiegend in den oberen Zentimetern des Interstitiums (Abb. 38, 39). Die Art ist nicht an das Mesopsammal gebunden. Sie wurde im Juni/Juli 1973 auch in Grünalgenkolonien (Enteromorpha spec.) der Lister Ablaufbahn gefunden.

Am Sandstrand vor der alten Litoralstation siedelt Ps. psammophilum in relativ mäßiger Abundanz (Abb. 38, 39). Die größte Individuenkonzentration mit 111 Tieren pro 25 ccm trat im August 1973 auf.

Im jahreszeitlichen Verlauf ist eine leichte Verlagerung der Siedlungsschwerpunkte festzustellen. In den Frühjahrsmonaten wird die Region des vorderen Watts sehr stark besiedelt. Im Dezember und Januar dagegen ist die Population fast ausschließlich im unteren Hang lokalisiert. Eine geringe, vertikale Migration wird in diesen Monaten deutlich.

Die annuelle Abundanz steht in enger Korrelation mit dem Gang der Wassertemperaturen (Abb. 40). Wie bei Haplogonaria syltensis hat der Anstieg der Temperaturen auf + 6° bis + 8° C im Habitat eine starke Populationsentfaltung zur Folge. Das Maximum der Besiedlung erstreckt sich über die Monate Juni bis August. Zum September fällt die Individuenzahl auf ein Minimum ab.

### Haplogonaria psammalia Faubel, 1974

Das Siedlungsareal von Haplogonaria psammalia liegt vorwiegend im vorderen Watt und Strandknick. Die Art lebt nur in tieferen, detritusreichen Regionen (Abb. 41). Die vertikale Besiedlungsgrenze ist im vorderen Watt mit 30 cm erreicht, im Grundwasser des unteren Hangs mit maximal 40 cm.

Die Population zeigt im Mai/Juni die höchsten Abundanzwerte (Abb. 42). Im Oktober/November ist ein abermaliger, aber schwächerer Anstieg der Entwicklung zu erkennen.

In den Sommermonaten August/September und im Winter werden nur vereinzelt Tiere gefunden.

### Anaperus tvaerminnensis Luther, 1912

Anaperus tvaerminnensis ist eine eurytope Form. Nach LUTHER (1960), DÖRJES (1968b) und KARLING (1974) besitzt die Art nur eine geringe Sedimentbindung.

A. tvaerminnensis tritt im Untersuchungsgebiet während des gesamten Jahres nur in geringer Abundanz auf. Im September 1973 wurde mit 10 Tieren pro Profilserie der höchste Wert erhalten. Der Schwerpunkt der Besiedlung liegt in den ersten Metern des vorderen Wattabschnitts (Abb. 10, 43). In anderen Wattregionen sowie im unteren Sandhang wurden nur Einzelfunde registriert.

### Microstomum papillosum Graff, 1882

Der spezifische Lebensraum von Microstomum papillosum ist die Quellregion des unteren Sandhangs, jedoch können vereinzelt auch einige Individuen im vorderen Watt auftreten (Abb. 44). Die Tiere leben nur in der oberen sauerstoffreichen Schicht. Im unteren Sandhang werden aber noch Individuen aus 25 cm Tiefe extrahiert.

Die Art siedelt in sehr geringer Abundanz. Maximal wurden in einer Profilserie im August 1973 14 Individuen ausgezählt. M. papillosum tritt nur in den Frühjahrs- und Sommermonaten auf.

Microstomum spiculifer Faubel, 1974

Der Lebensraum von M. spiculifer ist mit dem von M. papillosum identisch (Abb. 45), doch wird dieses Areal von beiden Arten nicht simultan bewohnt. Die Population von M. spiculifer existiert nur im Spätsommer und Herbst. Die Abundanzen sind mit maximal 16 Tieren pro Profilserie im Oktober 1972 und 12 Individuen im September 1973 sehr gering und entsprechen denen von M. papillosum.

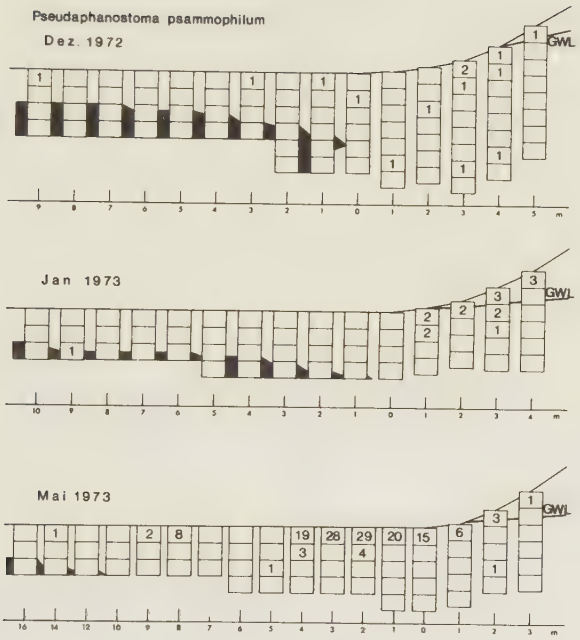



Abb. 38. Pseudaphanostoma psammophilum. Verteilungsmuster. Dezember 1972, Januar 1973, Mai 1973.

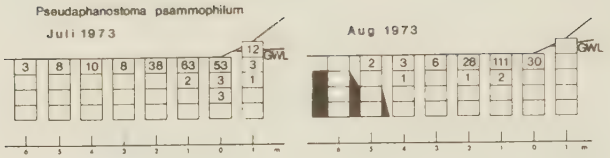



Abb. 39. Pseudaphanostoma psammophilum. Verteilungsmuster. Juli 1973, August 1973.

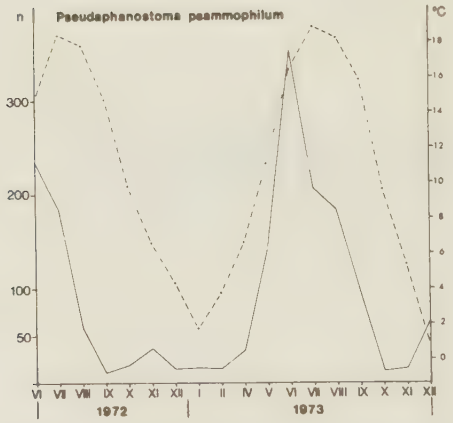



Abb. 40. Pseudaphanostoma psammophilum. Abundanzdynamik.

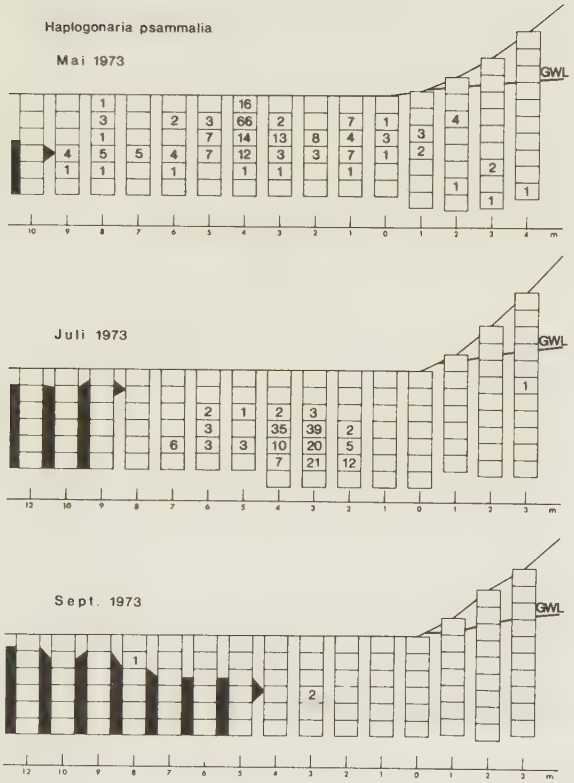



Abb. 41. Haplogonaria psammalia. Verteilungsmuster. Mai 1973, Juli 1973, September 1973.

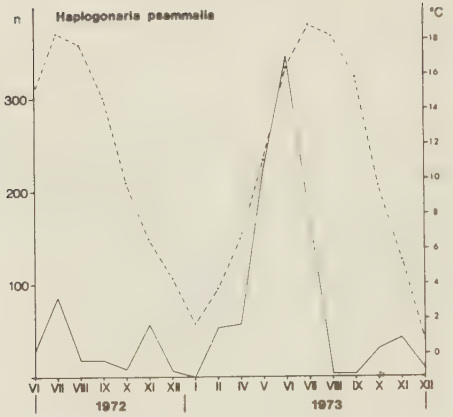



Abb. 42. Haplogonaria psammalia. Abundanzdynamik.

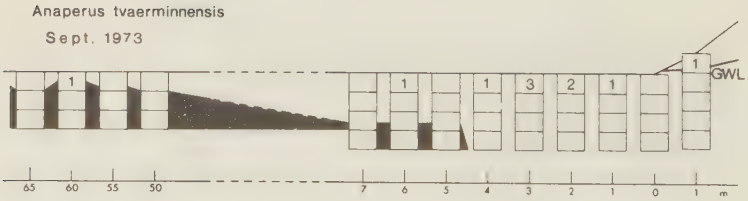



Abb. 43. Anaperus tvaerminnensis. Verteilungsmuster. September 1973.

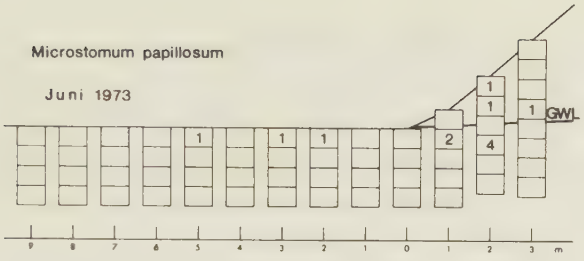



Abb. 44. Microstomum papillosum. Verteilungsmuster. Juni 1973.

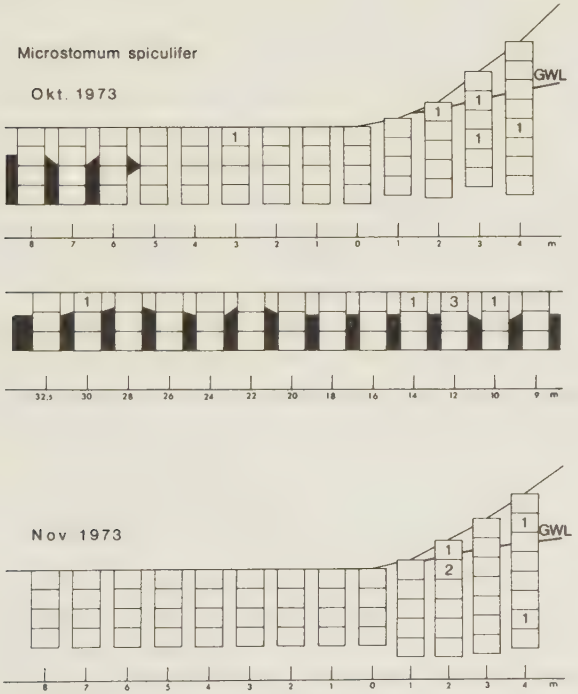



Abb. 45. Microstomum spiculifer. Verteilungsmuster. Oktober 1973, November 1973.

## III. Watt - Bewohner

### Praeconvoluta minor Faubel, 1974

Im Eulitoral von Sylt lebt Praeconvoluta minor in den organogenen, schlicksandigen Stränden östlich von List. Reinsandige Watten werden stets gemieden.

Der Verbreitungsschwerpunkt befindet sich im vorderen Watt (Abb. 46). Im Mai wurden mit 197 und 241 Tieren in 25 ccm Sediment (4 m und 5 m Watt) die höchsten Siedlungswerte erhalten. Oxidative Substrate werden bevorzugt besiedelt, jedoch wurden des öfteren auch Tiere aus Zonen schwach reduktiven Milieus extrahiert.

Saisonal, vor allem in Wintermonaten ist ein Eindringen in den unteren Sandhang festzustellen (Abb. 46). Eine periodische Vertikalmigration als Reaktion auf die extremen Temperaturen im Hochsommer und Winter dokumentiert Abb. 47. Die Besiedlung konzentriert sich im allgemeinen auf die oberen 2,5 cm des Wattbodens. Im Dezember 1972 und Juli/August 1973 verschob sich aber das Siedlungsmaximum in 2,5 - 10 cm Tiefe; im Juli siedelten sogar 25 % der Tiere 10 - 15 cm tief. Ein noch stärkerer Rückzug ins Interstitium ist im Winter festzustellen.

Die Abundanzdynamik von P. minor zeigt ein Maximum der Besiedlung im Frühjahr. Mit dem weiteren Anstieg der Wassertemperaturen läuft aber eine rasche Dezimierung der Population einher (Abb. 48).

### Haplogonaria simplex Dörjes, 1968

Haplogonaria simplex hat ihren Schwerpunkt der Besiedlung im vorderen Watt. Am Sandstrand vor der Litoralstation kommt sie aber im Gegensatz zu anderen mittel-lotischen Stränden (Buhne-List-Süd, Lister Haken) nur in sehr

geringer Abundanz vor (Abb. 49). Pro Profilserie wurden im Mai 1973 5 Tiere aufgefunden; einen Monat später konnte dagegen nur ein Individuum beobachtet werden.
Die Art lebt nur in den oberen sauerstoffreichen Sedimenten.

Paratomella unichaeta Dörjes, 1966

Das Siedlungsareal von Paratomella unichaeta ist nahezu identisch mit dem von Praeconvoluta minor. Im Untersuchungsgebiet liegen nur Einzelfunde vor. Etwa 100 - 200 m südlich erreicht die Art zwischen Fucus- und Mytiluskolonien beachtliche Abundanzen (Abb. 49). In 25 ccm Sediment wurden stellenweise 12 Individuen ermittelt.
P. unichaeta lebt ausschließlich in den oberen Zentimetern des Interstitiums.

Philomecynostomum lapillum Dörjes, 1968

Am mittel-lotischen Strandabschnitt vor der Litoralstation hat die Art zwei Verbreitungsschwerpunkte (Abb. 50; Tab. VI). In relativ großer Abundanz siedelt sie im vorderen Watt; im Gebiet nahe der NWL ist sie weniger häufig. Als Diatomeenfresser lebt sie nur in den oberen oxidativen Sanden. Aus dem Bereich des mittleren Watts liegen nur Einzelfunde vor.

In der kälteren Jahreszeit dringt die Population des vorderen Watts in den unteren Sandhang ein.

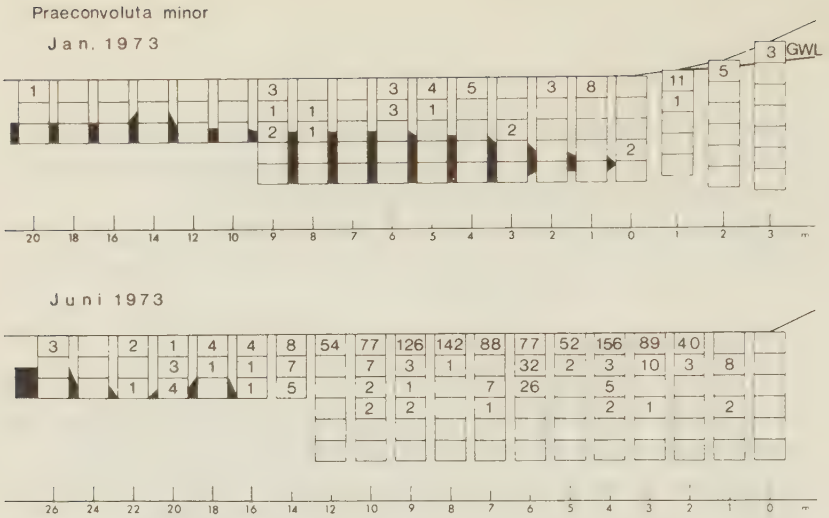



Abb. 46. Praeconvoluta minor. Verteilungsmuster. Januar 1973, Juni 1973.

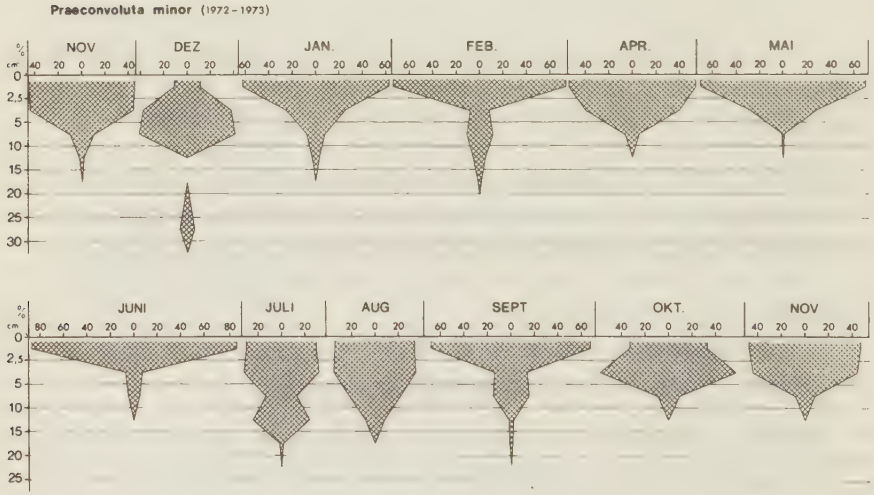



Abb. 47. Praeconvoluta minor. Vertikalverteilung im Sandwatt und unteren Sandhang (bis 3 m).

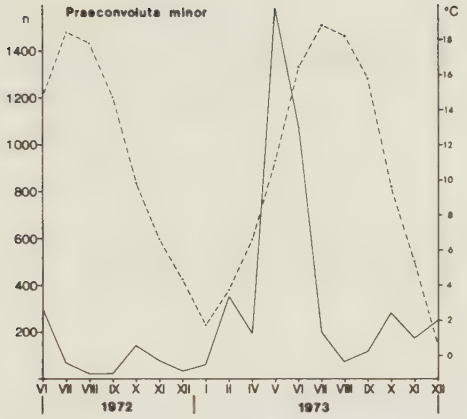



Abb. 48. Praeconvoluta minor. Abundanzdynamik.

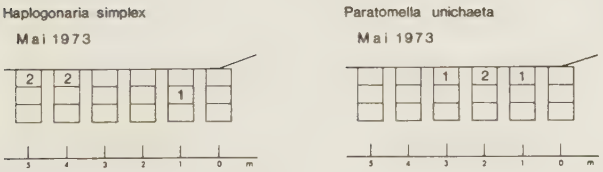



Abb. 49. Haplogonaria simplex und Paratomella unichaeta. Abundanzdynamik.

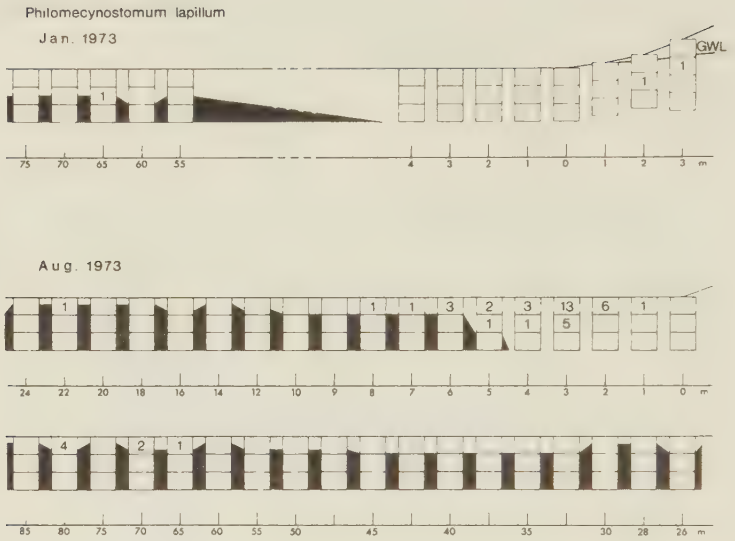



Abb. 50. Philomecynostomum lapillum. Verteilungsmuster. Januar 1973, August 1973.

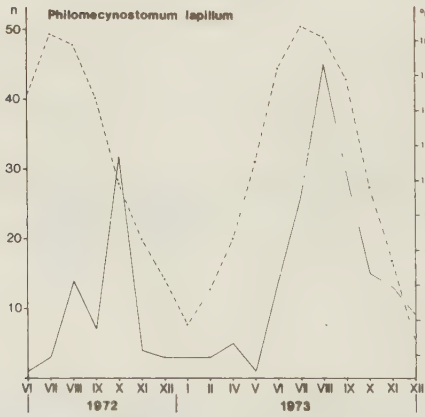



Abb. 51. Philomecynostomum lapillum. Abundanzdynamik.

### Pseudmecynostomum papillosum Faubel, 1974

Das Siedlungsgebiet von Pseudmecynostomum papillosum umfaßt das vordere und mittlere Sandwatt. Die höchsten Abundanzwerte liegen im Bereich der 10 m - Wattmarke. Die Art lebt nur in den oberen Zentimetern des Wattbodens und ernährt sich von Diatomeen.

P. papillosum zeigt in der Abundanzdynamik eine sehr enge Korrelation mit dem Gang der Wassertemperaturen (Abb. 53). Das Maximum der Besiedlung wird im August 1973 einen Monat nach Überschreiten der höchsten Temperatur erreicht.

### Oligofilomorpha interstitiophilum Faubel, 1974

Oligofilomorpha interstitiophilum besiedelt in mäßiger Abundanz das Watt und die Region des Strandknicks, wobei als Hauptsiedlungsareal der Bereich von 2 - 40 m Watt anzusprechen ist (Abb. 45; Tab. VI). Aus dem hinteren Watt liegen nur Einzelbeobachtungen vor. Die Art kann auch im reduktiven Milieu existieren. Mit Vorrang wird der Grenzhorizont zwischen oxidativem und reduktivem Milieu besiedelt. In den oberen, sauerstoffreichen Zentimetern wird sie seltener angetroffen.

### Convoluella brunea Faubel, 1974

Convoluella brunea ist ein Bewohner sandiger Watten. Am Sandstrand vor der Litoralstation liegt der Vorkommensschwerpunkt im vorderen und mittleren Watt (Abb. 55). Die Art bevorzugt schwach graue, aber noch sauerstoffreiche Sedimente mit einem Redox-Potential zwischen + 20 und + 100 mV. Derartige Substrate finden sich im Gebiet von 10 - 30 m Watt an den Stellen, wo Wohnbauten verschiedener Polychaeten den Sandboden durchsetzen. In den Ver-

teilungsmustern der Abb. 55 entsprechen die vertikalen Profile mit Abundanzwerten im reduktiven Milieu jenen "oxidativen Inseln". EHLERS (1973) schildert ein vergleichbares Vorkommen für Mariplanella frisia und HOXHOLD (1974) für Diascorhynchus rubrus.

### Paedomecynostomum bruneum Dörjes, 1968

Paedomecynostomum bruneum ist eine Leitform für lenitische Sandwatten der Gebiete östlich von Sylt. Am Strandabschnitt vor der Litoralstation ist sie über den gesamten eulitoralen Wattboden verbreitet (Abb. 45; Tab. V). Die Art lebt bevorzugt im Oxidationshorizont. Gelegentlich wurden auch Individuen aus Substraten mit geringfügigem, reduktivem Anteil isoliert (Abb. 56, 57). Die Abundanzen sind bei dieser Art relativ gering. Im Höchstfalle enthielten im August 1973 25 ccm Sediment 14 Individuen.

Sinken die Temperaturen im Winter stärker ab, ist eine Migration der Tiere aus Gebieten des mittleren Watts in strandnahe Bereiche und den unteren Sandhang festzustellen (Abb. 56). Eine Zunahme der Besiedlung des mittleren Wattes erfolgt erst wieder im April/Mai.

Die Abundanzdynamik zeigt im Jahr ein Maximum der Besiedlung auf (Abb. 58). Im Jahr 1972 lag dieses schon im Juni; im darauffolgenden Jahr stellte sich das Maximum erst im September ein.

### Postmecynostomum pictum Dörjes, 1968

Postmecynostomum pictum zählt ebenso wie Philomecynostomum lapillum und Paedomecynostomum bruneum zu den Leitformen lenitischer Sandwattbiotope.

Im Untersuchungsgebiet besiedelt P. pictum das Sandwatt (Abb. 59, 60). Zeitweise in hoher Abundanz ist sie das

ganze Jahr über zu beobachten. Die Art lebt vorzugsweise in den oberen Zentimetern des Oxidationshorizontes. Sie ist phytophag.

P. pictum zeigt im Jahresverlauf charakteristische Änderungen in der horizontalen Verteilung an. In der wärmeren Jahreszeit liegt die größte Dichte der Besiedlung im vorderen und mittleren Wattabschnitt. Ab Herbst und in den Wintermonaten verlagert sich der Siedlungsschwerpunkt zusehends seewärts (Tab. V).

Die Maxima der Populationsentfaltung der Jahre 1972/73 traten zu sehr unterschiedlichen Zeiten auf (Abb. 61). Im Sommer 1973 stellte sich das Maximum im August ein. Im Jahr zuvor wurde der Höchstwert aber schon im Juni erreicht.

### Aphanostoma album Dörjes, 1968

Aphanostoma album lebt in den fein- und mittelsandigen Böden des Eu- und Sublitoral.

Das Siedlungsareal am mittel-lotischen Strandabschnitt vor der Litoralstation deckt sich mit dem von Postmecynostomum pictum. Als Diatomeenfresser lebt die Art bevorzugt oberflächennah. Vertikal bildet der Reduktionshorizont eine Siedlungsgrenze (Abb. 62, 63).

Wie Postmecynostomum pictum weist auch A. album jahreszeitlich unterschiedliche Verteilungsschwerpunkte horizontal zur NWL auf (Tab. V). Im Frühjahr und Sommer werden vorwiegend strandnahe Bezirke besiedelt. Mit dem Absinken der Temperaturen im Herbst verlagert sich die Population in strandfernere Regionen.

Die Abundanzkurve der Individualentfaltung gibt für die Jahre 1972/73 zwei sehr differente Bilder wieder (Abb. 64). Demnach erreicht die Population im Jahr 1972 nur ein Maximum im Juni, während 1973 noch gegenüber Juli eine immense Steigerung der Individuenzahlen im Herbst zu ver-

zeichnen ist. Das Fehlen des herbstlichen Maximums in der Jahreskurve von 1972 liegt aber sehr wahrscheinlich darin begründet, daß infolge ausgesprochen hoher Niedrigwasserstände (MNWL = 33 m) eine Probennahme im hinteren Watt nicht erfolgen konnte.

## Microstomum jenseni Riedel, 1932

Microstomum jenseni ist am Sandstrand vor der alten Litoralstation über das gesamte Watt verbreitet und tritt zeitweise in hohen Abundanzen auf. Im Mai 1973 wurden an der 7 m Watt-Marke aus 25 ccm Sand 62 Tiere extrahiert (Abb. 65). M. jenseni lebt nur in den oberen 2 cm des Oxidationshorizontes. Sie ist zoophag.

Im Jahresverlauf wird das Watt unterschiedlich stark frequentiert. Wie Postmecynostomum pictum und Aphanostoma album sucht die Art im Frühjahr strandnahe Wattabschnitte auf und verlagert im Winterhalbjahr ebenso ihren Vorkommensschwerpunkt in strandfernere Regionen.

Das Maximum der Besiedlung liegt im Mai, aber schon einen Monat später sinken die Individuenzahlen sehr stark ab (Abb. 66). Im Spätsommer baut eine neue Generation die Population wieder auf, die im Frühjahr darauf wiederum ihren Höchstwert erreicht.

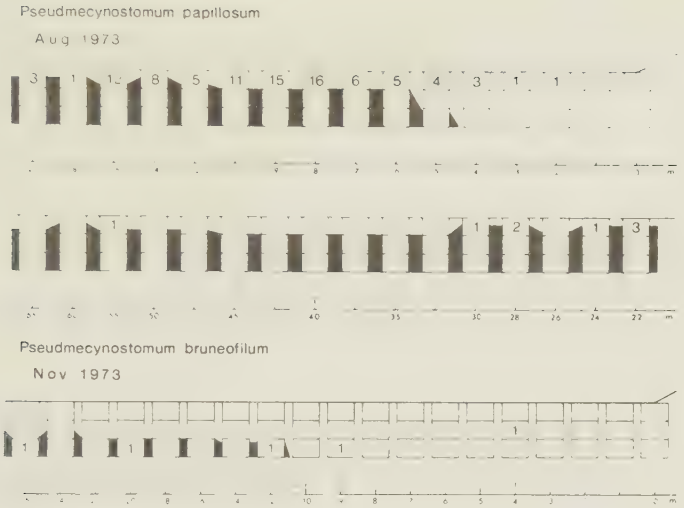



Abb. 52. Pseudmecynostomum papillosum und Pseudmecynostomum bruneofilum. Verteilungsmuster.

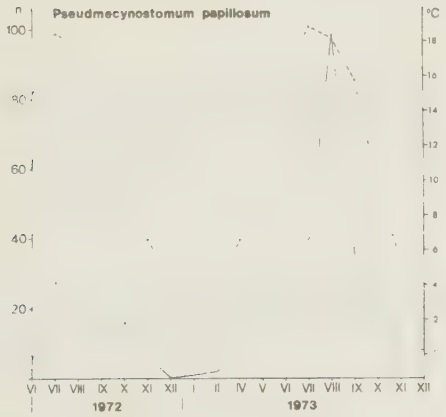



Abb. 53. Pseudmecynostomum papillosum. Abundanzdynamik.

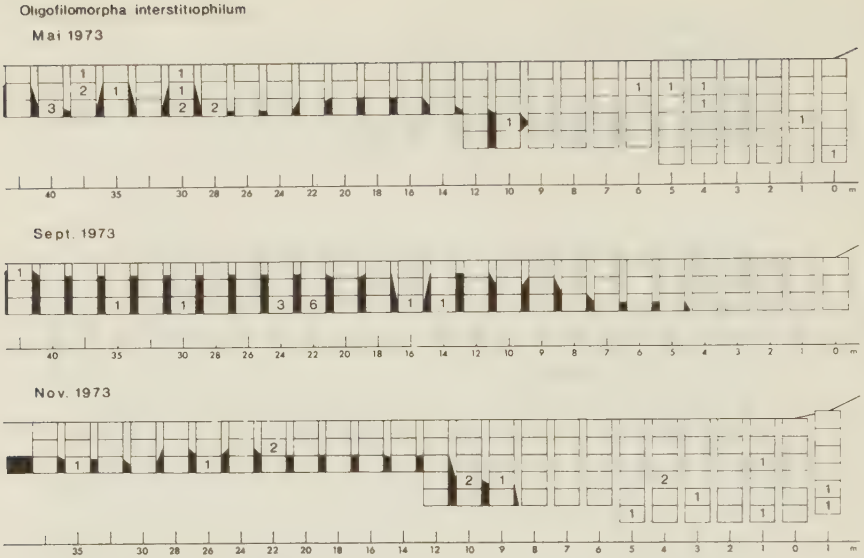



Abb. 54. Oligofilomorpha interstitiophilum. Verteilungsmuster. Mai 1973, September 1973, November 1973.

Abb. 55. Convoluella brunea. Verteilungsmuster. Juli 1973, August 1973.

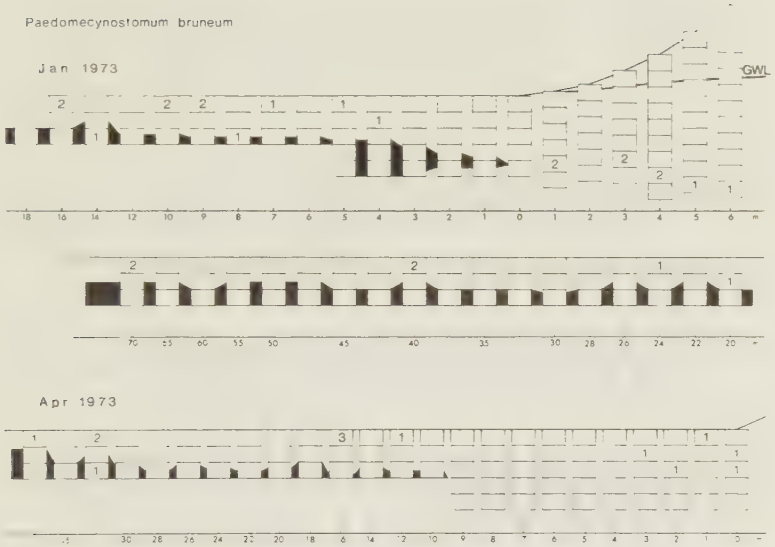



Abb. 56. Paedomecynostomum bruneum. Verteilungsmuster. Januar 1973, April 1973.

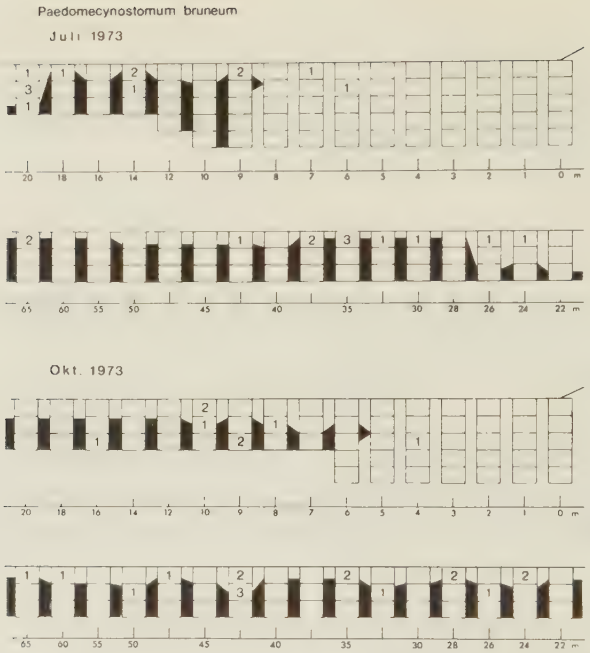



Abb. 57. Paedomecynostomum bruneum. Verteilungsmuster. Juli 1973, Oktober 1973.

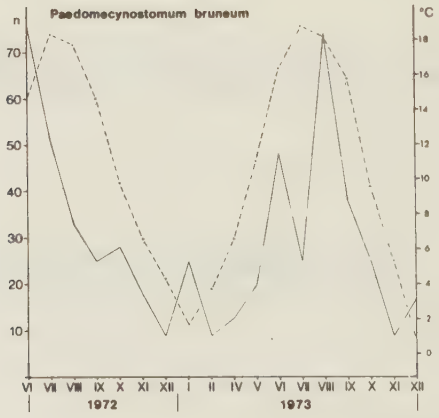



Abb. 58. Paedomecynostomum bruneum. Abundanzdynamik.

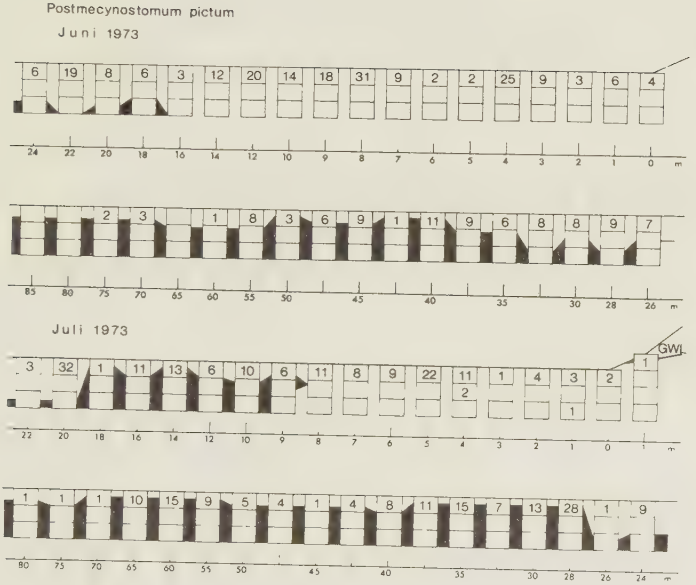



Abb. 59. Postmecynostomum pictum. Verteilungsmuster. Juni 1973, Juli 1973.

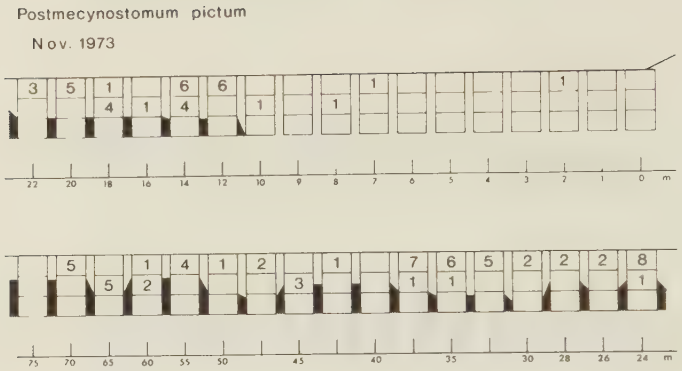



Abb. 60. Postmecynostomum pictum. Verteilungsmuster. November 1973.

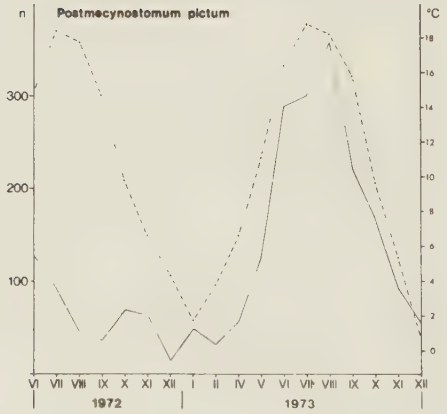



Abb. 61. Postmecynostomum pictum. Abundanzdynamik.

Abb. 62. Aphanostoma album. Verteilungsmuster. Juni 1973, Juli 1973.

Abb. 63. Aphanostoma album. Verteilungsmuster. November 1973.

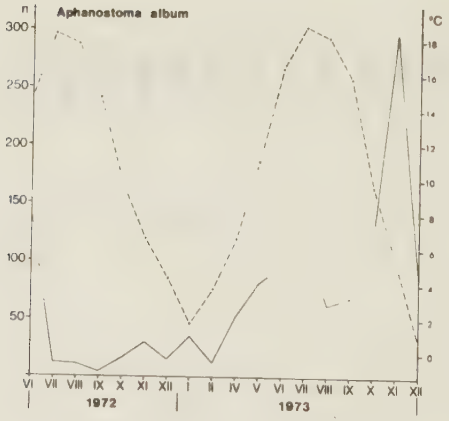



Abb. 64. Aphanostoma album. Abundanzdynamik.

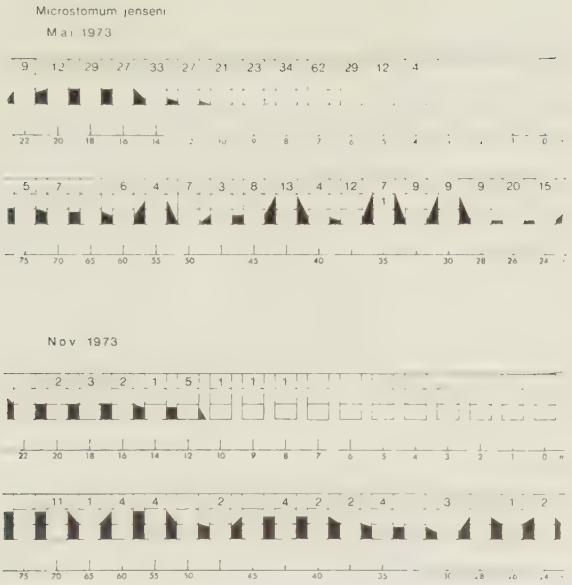



Abb. 65. Microstomum jenseni. Verteilungsmuster. Mai 1973, November 1973.

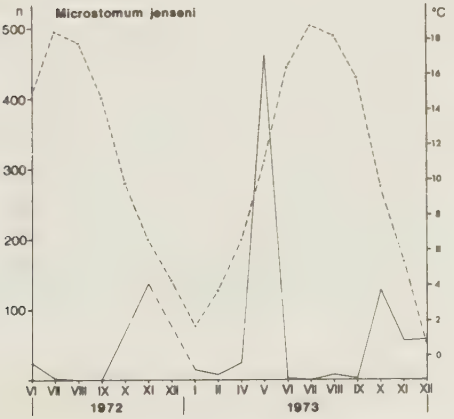



Abb. 66. Microstomum jenseni. Abundanzdynamik.

Vergleichende Betrachtung der Verteilungsmuster

Der mittlere und obere Sandhang repräsentiert das Areal mit der geringsten Besiedlungsdichte. In dem schmalen, noch stark wasserangereicherten Horizont oberhalb des Grundwasserspiegels leben Microposthia listensis und Antromacrostomum armatum. Als typische Bewohner des marinen Küstengrundwassers erweisen sich Actinoposthia biaculeata, Antroposthia unipora und Myozona purpurea.

Unbeeinflußt von der aktuellen Lage der HWL leben an der oberen Grenze des Eulitorals Microposthia listensis und Antromacrostomum armatum. Eine obere Siedlungsgrenze bildet die HWL für Antroposthia unipora und Myozona purpurea. Mit der jeweiligen Exposition der HWL verlagert sich auch die obere Vorkommensgrenze dieser Arten. Actinoposthia biaculeata siedelt ausschließlich im mittleren Sandhang.

Der Hang-Watt-Bereich ist ein Gebiet mit einer ungewöhnlich hohen Besiedlungsdichte. Hier finden Haplogonaria syltensis, Atriofronta polyvacuola, Simplicomorpha gigantorhabditis und Pseudaphanostoma psammophilum optimale Lebensbedingungen vor. Im Jahresverlauf unterliegen sie aber großen Populationsschwankungen.

Im Quellhorizont des unteren Sandhangs leben vorzugsweise Microstomum papillosum und Microstomum spiculifer.

Arten des Sandwatts mit größerer Abundanzdynamik sind Praeconvoluta minor, Postmecynostomum pictum, Aphanostoma album und Microstomum jenseni.

Sehr selten und daher wohl nur als Irrgäste treten an diesem Strandabschnitt Nemertoderma spec., Paratomella unichaeta, Paraproporus rosettiformis, Macrostomum pusillum und Myozona stylifera auf.

Leitformen für lenitische Sandwattgebiete stellen Paedomecynostomum bruneum, Philomecynostomum lapillum und Postmecynostomum pictum dar.

Im Oxidationshorizont nahe der Sedimentoberfläche siedeln Anaperus tvaerminnensis, Haplogonaria simplex, Paratomella unichaeta, Philomecynostomum lapillum, Pseudmecynostomum papillosum, Postmecynostomum pictum, Aphanostoma album und Microstomum jenseni.

Vertikal bis in den Grenzhorizont zwischen Oxidations- und Reduktionsschicht siedeln Praeconvoluta minor, Convoluella brunea und Pseudmecynostomum bruneofilum. Direkt in der FeS-Schicht vermag nur Oligofilomorpha interstitiophilum zu leben.

Die Siedlungsareale von Haplogonaria psammalia, Antroposthia axi und Bradynectes sterreri liegen in tieferen Regionen des unteren Sandhangs und strandnahen Wattbereichs.

Jahresperiodische, horizontale wie vertikale Migrationen als Reaktion auf den annuellen Wechsel der Temperatur sind für eine Reihe von Arten dokumentiert. Es lassen sich zwei wesentliche Verlagerungen der Siedlungsschwerpunkte erkennen: winterliche Migrationen in den unteren Sandhang und zum anderen Verlagerungen in seeseitige Gebiete des hinteren Sandwatts.

Der ersten Gruppe der Watt-Hang-Migranten mit winterlichem Schwerpunkt der Besiedlung im unteren Sandhang gehören Atriofronta polyvacuola, Haplogonaria syltensis, Paedomecynostomum bruneum, Philomecynostomum lapillum, Pseudaphanostoma psammophilum und Simplicomorpha gigantorhabditis an. Ausschließlich in tieferen Sedimentschichten des unteren Sandhangs überwintern Atriofronta polyvacuola und Simplicomorpha gigantorhabditis.

Eine winterliche und sommerliche Vertikalwanderung wurde nur für Praeconvoluta minor konstatiert.

Zur zweiten Kategorie mit winterlicher Verlagerung in seeseitige Gebiete zählen Aphanostoma album, Postmecynostomum pictum und Microstomum jenseni.

## E. Dispersion

Sind Individuen einer Population über ein Areal zufällig verteilt, deren Untereinheiten voneinander unabhängig sind, so gehören die Verteilungen zum Typ der Poisson-Verteilungen. Die Wahrscheinlichkeit, n Individuen in einer Stichprobe zu finden, hängt deshalb nur von deren Umfang und nicht von ihrer Lage im Raum ab. Bei regelmäßiger Verteilung ist somit die Wahrscheinlichkeit gering ($P < 1$), Individuen in direkter Nachbarschaft zu finden. Treten aber Aggregationen auf, so wird die Wahrscheinlichkeit, in der Nähe des einen Individuums noch weitere anzutreffen, vermehrt ($P > 1$).

Zur genauen Beschreibung von geklumpten Verteilungen schlägt nun LLOYD (1967) einen "index of mean crowding" und "index of patchiness" vor. Der "index of mean crowding" ist ein Maß, das die mittlere Anzahl pro Individuum von anderen Individuen in derselben Teilfläche angibt

$$\overset{*}{m} = m + \left( \frac{V}{m} - 1 \right) \quad (m = \text{Mittelwert}, V = \text{Varianz}),$$

wobei $\overset{*}{m}$ ein Mittelwert ist, der über Individuen und nicht über Teilflächen gemittelt wird (PIELOU 1969). Bei Zufallsverteilung wird der Ausdruck in der Klammer gleich Null und $\overset{*}{m} = m$.

Der "index of patchiness" ist das Verhältnis $\overset{*}{m}/m$ und zeigt an, um wieviel mal mehr ein Individuum im Durchschnitt mit anderen benachbart ist, als zu erwarten wäre, wenn Zufallsverteilung vorliegt (LLOYD 1967).

Ist der Individualbereich einer Art sehr viel kleiner als die Probengröße, nähert sich $\overset{*}{m}/m$ dem Wert 1; er zeigt also Zufallsverteilung an.

Tab. VII. Verteilungsmuster der Acoela im Sandwatt (Juni 1975).

| NWL | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | 7 - 33 | 13 24 38 | 5 4 4 | 5 4 8 | 4 6 6 |
| 70 m | 4 5 14 | 68 7 49 | 2 6 6 | 6 1 4 | 15 17 5 |
| | 31 51 16 | 23 28 30 | 3 5 2 | 5 7 3 | 9 8 3 |
| | 1 2 3 | 2 7 13 | 12 9 4 | - 3 2 | 6 10 11 |
| 50 m | 5 5 - | 11 14 15 | 12 18 6 | 8 17 3 | 2 8 5 |
| | - 1 2 | 19 4 12 | 16 15 16 | 2 3 1 | 7 - 15 |
| | 4 4 8 | 9 20 20 | 21 51 23 | 4 7 15 | 9 5 20 |
| 30 m | 3 14 7 | 17 23 20 | 21 11 33 | 4 11 12 | 3 10 5 |
| | 8 57 1 | 13 14 8 | 6 33 17 | 4 4 6 | 19 11 18 |
| | 31 23 20 | 33 45 49 | 43 35 265 | 121 156 185 | 118 93 156 |
| 10 m | 46 47 121 | 48 30 19 | 59 77 71 | 42 188 81 | 130 270 178 |
| | 37 52 43 | 37 48 20 | 90 93 100 | 87 170 285 | 58 195 265 |
| 2 m | 1322 | 2073 | 2574 | 2441 | 1751 |
| 1 m | 1367 | 1292 | 1601 | 1733 | [illegible]61 |
| 0 m | 905 | 1609 | 2206 | 2329 | 3780 |
| | A | B | C | D | E |

Zusätzlich zum Juniprofil 1973 zur Zeit maximaler Abundanz habe ich bei bestimmten Marken im Watt mehrere Parallelproben genommen und ausgezählt, um Angaben über den Dispersionsgrad horizontal zur Wasserlinie im Vergleich zum Monatsprofil zu erhalten. Die Ergebnisse sind in den Tabellen VII - XVIII und in den Abb. 67 - 77 wiedergegeben.

Es wurden über eine Strecke von 30 m 5 Profillinien vertikal zur WL (A - E in den Abbildungen) abgesteckt und im Watt bei den Probenmarken 10, 30, 50 und 70 m jeweils einer Fläche von 4 $m^2$ 9 Stichproben mit kalibrierten Glasröhrchen entnommen (Tab. VII). Jeder ausgestochene Sedimentkern entsprach einem Volumen von 50 ccm Substrat.

Zur graphischen Darstellung wurden die Individuenzahlen aus den 9 Stichproben pro Probenmarke und Profillinie aufsummiert und im Säulendiagramm dargestellt.

Im strandnahen Bereich habe ich wegen der hohen Individuenzahlen bei den Marken 0, 1 und 2 m nur jeweils eine Stichprobe entnommen. In diesem Fall sind in den Abbildungen nur die Individuenwerte der drei Stichproben jeder Profillinie addiert und graphisch dargestellt.

$\sum(n_i)$ = Summe aller n Individuen der Stichproben i = 1 bis 9 (Probenmarken im Watt) oder i = 1 bis 15 (Probenmarken 0 - 2 m). Die Symbole in den Tab. VIII - XVIII haben folgende Bedeutung: m = arithmetisches Mittel; $C(\mu)$ = Konfidenzintervall für einen Mittelwert; $t(f/\alpha)$ = t-Verteilung für f Freiheitsgrade mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit $\alpha$ für zweiseitige Fragestellung.

Im vorderen Watt (0 - 2 m) treten Haplogonaria syltensis, Atriofronta polyvacuola, Simplicomorpha gigantorhabditis und Pseudaphanostoma psammophilum in sehr großen Abundanzen auf. Die größte Populationsdichte erreicht im Mittel H. syltensis mit 1569,27 Tieren (Tab. VIII). Relativ schwach sind dagegen Ps. psammophilum (m = 60,47) und S. gigantorhabditis (m = 68,93) repräsentiert (Tab. IX, X).

Sehr große Schwankungen der Individuenzahlen pro Stichprobe treten bei Atriofronta polyvacuola und Pseudaphanostoma psammophilum auf. Das Verhältnis Minimum zum Maximum ist für Ps. psammophilum 1 : 17 und für A. polyvacuola sogar 1 : 39. Auffällig geringfügig mit einem Verhältnis von nur 1 : 3 variieren die Individuenzahlen von H. syltensis und S. gigantorhabditis.

Atriofronta polyvacuola zeigt auch noch nach Summation aller Stichproben pro Profillinie ein sehr heterogenes Verteilungsbild (Abb. 70). Die Art ist in diesem Areal äußerst unterschiedlich verteilt.

Die Dispersionen aller dieser Arten weichen signifikant für $\alpha = 0{,}05$ vom Poisson-Modell ab (Tab. VIII - XI). Die Zahlenwerte der 10 m Wattmarke unterscheiden sich nur für Simplicomorpha gigantorhabditis nicht signifikant von einer Zufallsverteilung (Tab. X).

Bemerkenswert ist noch die Tatsache, daß für die Arten Haplogonaria syltensis und Atriofronta polyvacuola eine Zunahme der Besiedlungsdichte in Richtung Station E erfolgt (Abb. 67, 70).

Die Arten, die ausschließlich im Sandwatt siedeln, treten in weitaus geringeren Abundanzen auf als Vertreter des Übergangsbereichs Hang-Watt. Lediglich Praeconvoluta minor kann sich lokal zu größeren Populationen entfalten. Ein Vergleich der $\sum(n_i)$ jeder Probenmarke pro Profillinie stellt sehr deutlich die Siedlungsstruktur der einzelnen Arten horizontal wie vertikal zur NWL heraus.

Pseudmecynostomum papillosum (Tab. XII) und Philomecynostomum lapillum (Tab. XIII) sind nicht signifikant ($\alpha = 0{,}05$) vom Poisson-Modell zu trennen. Ph. lapillum zeigt jedoch eine leichte Tendenz zur Bildung von Aggregationen an. Über einen größeren Wattbereich weisen beide

Arten in ihren Hauptsiedlungsgebieten unter Einbeziehung mehrerer Stichproben ein relativ homogenes Verteilungsbild auf (Abb. 71, 72).

Sehr heterogen dagegen sind Praeconvoluta minor (Abb. 73), Convoluella brunea (Abb. 74), Paedomecynostomum bruneum (Abb. 75), Postmecynostomum pictum (Abb. 76) und Aphanostoma album (Abb. 77) verteilt. Die größten lokalen Aggregationen weist Aphanostoma album auf. An der 70 m Wattmarke ist das Verhältnis der Besiedlung Minimum zum Maximum wie 1 : 29.

Aphanostoma album, Postmecynostomum pictum und Paedomecynostomum bruneum haben ihren Lebensraum über das gesamte Watt ausgedehnt. Die Addition aller Individuenzahlen pro Profillinie ermöglicht daher einen Vergleich der fünf Expositionslinien miteinander. Das Minimum/Maximum-Verhältnis von 1 : 8 zeigt für Aphanostoma album eine beachtliche Differenz auf. Wesentlich niedriger sind die Unterschiede bei Postmecynostomum pictum ( 1 : 2,5) und Paedomecynostomum bruneum (1 : 3,8). Bemerkenswert für A. album ist, daß die Summen von drei Profillinien mit jeweils 94,96 und 98 Individuen keine markante Änderung aufweisen, während die Summationswerte von P. pictum und P. bruneum starken Streuungen unterliegen.

Praeconvoluta minor weicht an allen Probenorten signifikant ( $\alpha$ = 0,05) von der Zufallsverteilung ab. Die Werte zeigen für A. album, C. brunea, P. bruneum und P. pictum regional eine mehr oder weniger gute Anpassung an das Poisson-Modell.

Ebenso wie für Haplogonaria syltensis (Abb. 67) und Atriofronta polyvacuola (Abb. 70) ist für Praeconvoluta minor (Abb. 73) eine Zunahme der Individuenzahlen in Richtung Expositionslinie E festzustellen (s. a. Tab. VII).

Die Werte aller hier untersuchten Arten der Profillinien C und D passen sich sehr gut in die Siedlungsstruktur und Abundanz des betreffenden Monats ein. Die Probenentnahme erfolgte während des gesamten Untersuchungszeitraums stets innerhalb dieser Linien.

Folgende wesentliche Tatsachen sind aus diesen Untersuchungen zur Dispersion hervorzuheben.

Über ein größeres Areal des Sandwatts zeigen die Acoela ein teilweise sehr differentes Verteilungsbild auf.

Im strandnahen Bereich treten Haplogonaria syltensis, Atriofronta polyvacuola, Simplicomorpha gigantorhabditis und Pseudaphanostoma psammophilum in sehr großen Abundanzen auf. Von diesen Arten wurde für H. syltensis und S. gigantorhabditis eine relativ homogene Verteilung festgestellt. Sehr heterogen sind Atriofronta polyvacuola und Pseudaphanostoma psammophilum dispergiert.

Die Arten, die ausschließlich im Sandwatt siedeln, zeigen regional eine mehr oder weniger gute Anpassung an das Poisson-Modell (excl. Praeconvoluta minor).

Relativ homogen verteilt sind Pseudmecynostomum papillosum und Philomecynostomum lapillum. Sehr heterogen dagegen sind Aphanostoma album, Convoluella brunea, Paedomecynostomum bruneum, Postmecynostomum pictum und Praeconvoluta minor dispergiert. Unter diesen Arten weist Aphanostoma album die größten lokalen Aggregationen auf.

Eine auffällige Zunahme der Individuenzahlen im Untersuchungsgebiet in Richtung Expositionslinie E wird für Atriofronta polyvacuola, Haplogonaria syltensis und Praeconvoluta minor konstatiert.

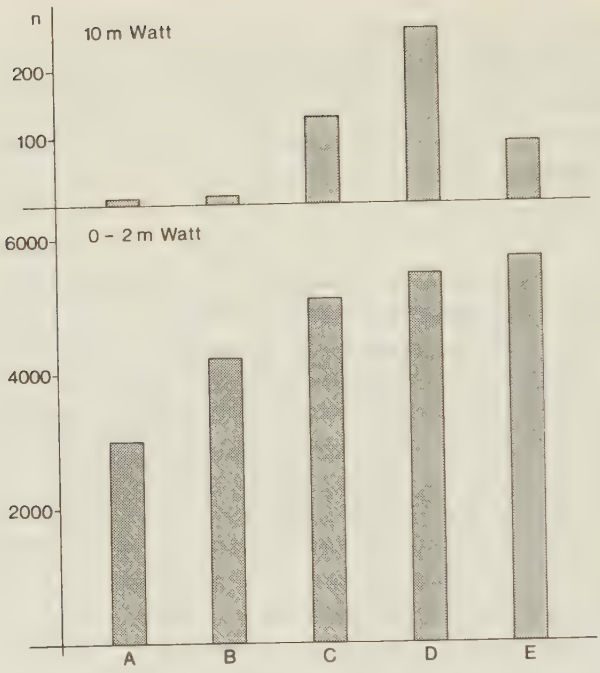



Abb. 67. Haplogonaria syltensis. Diagramm zur Horizontalverteilung. Juni 1973.

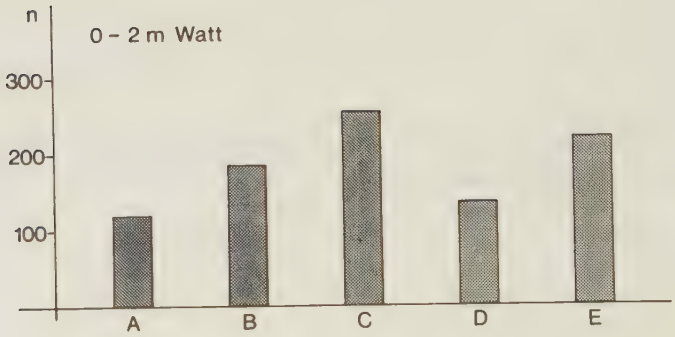



Abb. 68. Pseudaphanostoma psammophilum. Diagramm zur Horizontalverteilung. Juni 1973.

Tab. VIII. Haplogonaria syltensis. Erklärung siehe Text.

| Proben-ort | $\sum (n_i)$ | m | $C_{(\mu)}$ t(8/0,05) | $\frac{*}{m}$ |
|---|---|---|---|---|
| 10 A | 11 | 1,22 | ± 1,47 | $2,66^+$ |
| 10 B | 14 | 1,56 | ± 1,49 | $1,92^+$ |
| 10 C | 130 | 14,44 | ± 15,00 | $2,76^+$ |
| 10 D | 261 | 29,00 | ± 16,75 | $1,53^+$ |
| 10 E | 92 | 10,22 | ± 4,18 | $1,19^+$ |
| 0-2 A | 2998 | | | |
| 0-2 B | 4243 | | | |
| 0-2 C | 5112 | | | |
| 0-2 D | 5472 | | | |
| 0-2 E | 5714 | | | |
| 0-2 A-E | 23539 | 1569,27 | t(14/0,05) ± 284,38 | $1,10^+$ |

Tab. IX. Pseudaphanostoma psammophilum. Erklärung siehe Text.

| Proben-ort | $\sum (n_i)$ | m | $C_{(\mu)}$ t(8/0,05) | $\frac{*}{m}$ |
|---|---|---|---|---|
| 0-2 A | 119 | | | |
| 0-2 B | 179 | | | |
| 0-2 C | 254 | | | |
| 0-2 D | 136 | | | |
| 0-2 E | 219 | | | |
| 0-2 A-E | 907 | 60,47 | ± 22,29 | $1,43^+$ |

+ = Werte weichen signifikant von einer Zufallsverteilung ab.

Tab. X. Simplicomorpha gigantorhabditis. Erklärung siehe Text.

| Proben-ort | $\sum (n_i)$ | m | $\sigma_{(\mu)}$ t(8/0,05) | $\frac{*}{m}$ |
|---|---|---|---|---|
| 10 A | 2 | 0,22 | ± 0,51 | 5,50+ |
| 10 B | 3 | 0,33 | ± 0,38 | 0,25 |
| 10 C | 7 | 0,78 | ± 0,74 | 1,57 |
| 10 D | 9 | 1,00 | ± 1,01 | 1,75 |
| 10 E | 4 | 0,44 | ± 0,55 | 1,42 |
| 0-2 A | 216 | | | |
| 0-2 B | 189 | | | |
| 0-2 C | 272 | | | |
| 0-2 D | 190 | | | |
| 0-2 E | 167 | | | |
| 0-2 A-E | 1034 | 68,93 | t(14/0,05) ± 22,37 | 1,33+ |

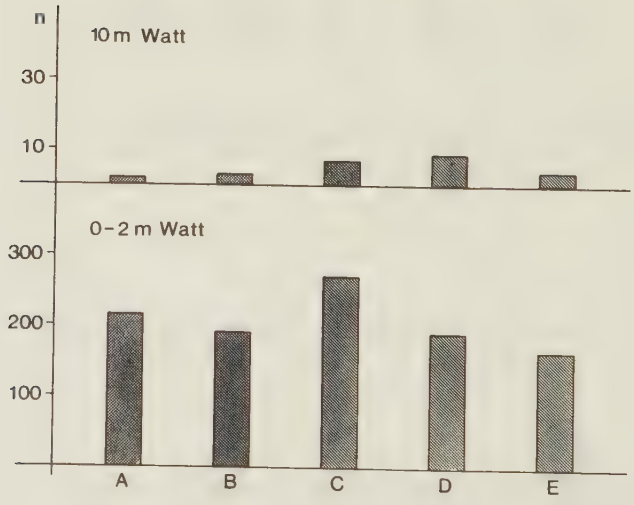



Abb. 69. Simplicomorpha gigantorhabditis. Diagramm zur Horizontalverteilung. Juni 1973.

Tab. XI. Atriofronta polyvacuola. Erklärung siehe Text.

| Proben-ort | $\sum (n_i)$ | m | C (μ) t(8/0,05) | $\frac{*}{m}$ |
|---|---|---|---|---|
| 10 A | 4 | 0,44 | ± 0,55 | 1,42+ |
| 10 B | 22 | 2,44 | ± 3,37 | 3,82+ |
| 10 C | 70 | 7,78 | ± 7,89 | 2,61+ |
| 10 D | 86 | 9,56 | ± 5,27 | 1,41+ |
| 10 E | 106 | 11,78 | ± 9,78 | 2,08+ |
| 0-2 A | 229 | | | |
| 0-2 B | 311 | | | |
| 0-2 C | 720 | | | |
| 0-2 D | 672 | | | |
| 0-2 E | 1598 | | | |
| 0-2 A-E | 3530 | 235,33 | t(14/0,05) ± 124,99 | 1,92+ |

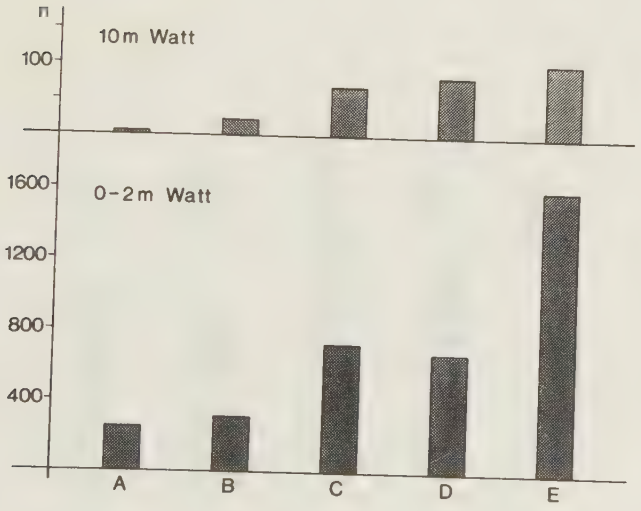



Abb. 70. Atriofronta polyvacuola. Diagramm zur Horizontal-verteilung. Juni 1973.

Tab. XII. Pseudmecynostomum papillosum. Erklärung siehe Text.

| Proben-ort | $\sum (n_i)$ | m | C (µ) t(8/0,05) | $\frac{*}{m}$ |
|---|---|---|---|---|
| 10 A | 3 | 0,33 | ± 3,84 | 0,25 |
| 10 B | 8 | 0,89 | ± 0,46 | 1,55 |
| 10 C | 12 | 1,33 | ± 1,01 | 1,23 |
| 10 D | 4 | 0,44 | ± 0,40 | 0,16 |
| 10 E | 6 | 0,67 | ± 0,85 | 1,82 |

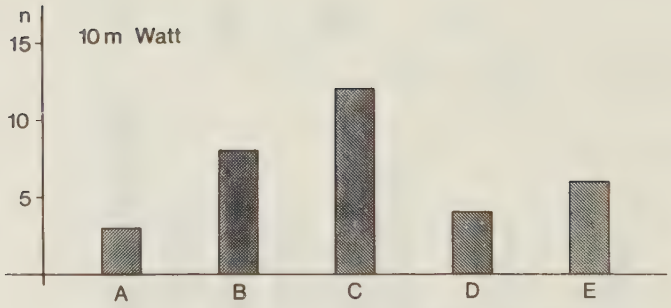



Abb. 71. Pseudmecynostomum papillosum. Diagramm zur Horizontalverteilung. Juni 1973.

Tab. XIII. Philomecynostomum lapillum. Erklärung siehe Text.

| Proben-ort | $\sum (n_i)$ | m | $C_{(\mu)}$ t(8/0,05) | $\frac{*}{m}$ |
|---|---|---|---|---|
| 70 A | 4 | 0,44 | ± 0,67 | 2,69 |
| 70 B | 6 | 0,67 | ± 0,85 | 2,31 |
| 70 C | 8 | 0,89 | ± 1,04 | 2,23+ |
| 70 D | 8 | 0,89 | ± 0,97 | 1,91 |
| 70 E | 5 | 0,56 | ± 1,02 | 4,96+ |
| 0-2 A-E | 25 | 1,67 | t(14/0,05) ± 0,87 | 1,31 |

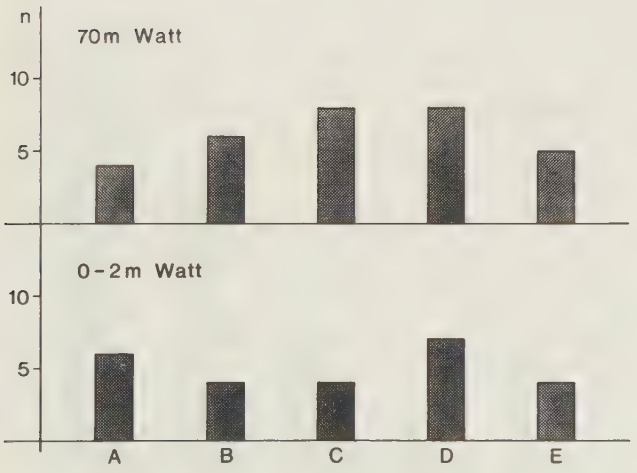



Abb. 72. Philomecynostomum lapillum. Diagramm zur Horizontalverteilung. Juni 1973.

Tab. XIV. Praeconvoluta minor. Erklärung siehe Text.

| Proben-ort | $\sum (n_i)$ | m | $C_{(\mu)}$ t(8/0,05) | $\frac{*}{m}$ |
|---|---|---|---|---|
| 10 A | 343 | 38,11 | ± 22,54 | $1,67^+$ |
| 10 B | 166 | 18,44 | ± 5,99 | $1,12^+$ |
| 10 C | 368 | 40,89 | ± 10,50 | $1,09^+$ |
| 10 D | 862 | 95,78 | ± 45,40 | $1,37^+$ |
| 10 E | 1072 | 119,11 | ± 40,50 | $1,19^+$ |

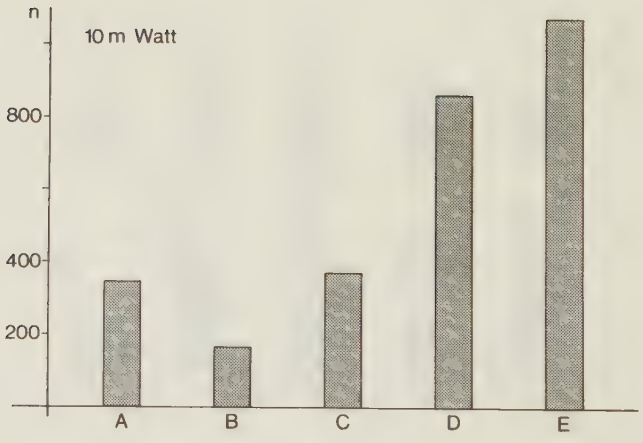



Abb. 73. Praeconvoluta minor. Diagramm zur Horizontal-verteilung. Juni 1973.

Tab. XV. Convoluella brunea. Erklärung siehe Text.

| Proben-ort | $\sum (n_i)$ | m | C(μ) t(8/0,05) | $\frac{*}{m}$ |
|---|---|---|---|---|
| 50 A | 45 | 5,00 | ± 10,67 | $8,52^+$ |
| 50 B | 7 | 0,78 | ± 1,00 | $2,52^+$ |
| 50 C | 25 | 2,78 | ± 1,75 | $2,11^+$ |
| 50 D | 10 | 1,11 | ± 1,77 | $4,44^+$ |
| 50 E | 7 | 0,78 | ± 1,07 | 2,10 |
| 30 A | 3 | 0,33 | ± 0,38 | 0,25 |
| 30 B | 24 | 2,67 | ± 2,36 | $1,96^+$ |
| 30 C | 8 | 0,89 | ± 0,89 | 1,60 |
| 30 D | 2 | 0,22 | ± 0,33 | 0,44 |
| 30 E | 3 | 0,33 | ± 0,54 | 2,50 |

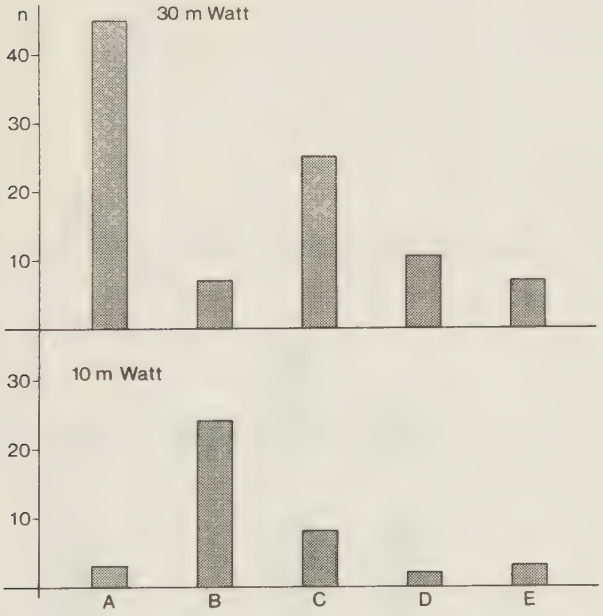



Abb. 74. Convoluella brunea. Diagramm zur Horizontalverteilung. Juni 1973.

Tab. XVI. Paedomecynostomum bruneum. Erklärung siehe Text.

| Proben-ort | $\sum (n_i)$ | m | $C_{(\mu)}$ $t(8/0,05)$ | $\frac{*}{m}$ |
|---|---|---|---|---|
| 50 A | 3 | 0,33 | ± 0,54 | 2,50 |
| 50 B | 7 | 0,78 | ± 0,51 | 0,45 |
| 50 C | 4 | 0,44 | ± 0,77 | 3,95+ |
| 50 D | 3 | 0,33 | ± 0,54 | 2,50 |
| 50 E | 17 | 1,89 | ± 1,24 | 1,20 |
| 30 A | 4 | 0,44 | ± 0,55 | 1,42 |
| 30 B | 5 | 0,56 | ± 1,02 | 4,96+ |
| 30 C | 28 | 3,11 | ± 2,25 | 1,57+ |
| 30 D | 8 | 0,89 | ± 0,81 | 1,28 |
| 30 E | 6 | 0,67 | ± 0,76 | 1,75 |
| 10 A | 17 | 1,89 | ± 1,35 | 1,34 |
| 10 B | 36 | 4,00 | ± 2,49 | 1,41+ |
| 10 C | 34 | 3,78 | ± 1,70 | 1,08 |
| 10 D | 6 | 0,67 | ± 0,76 | 1,75 |
| 10 E | 28 | 3,11 | ± 1,86 | 1,28 |

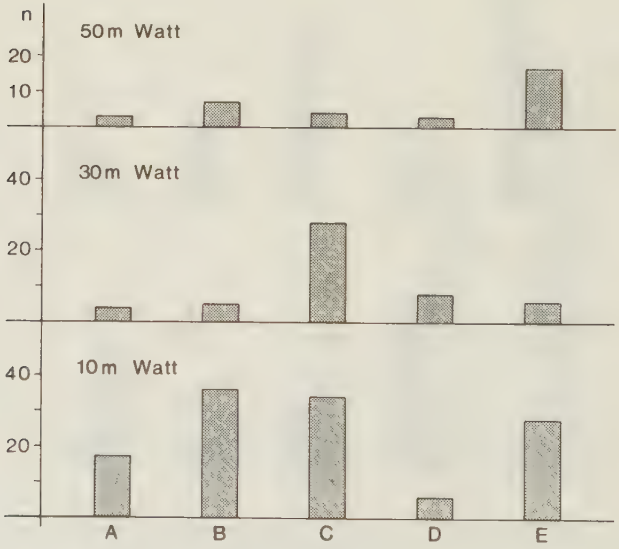



Abb. 75. Paedomecynostomum bruneum. Diagramm zur Horizontalverteilung. Juni 1973.

Tab. XVII. Postmecynostomum pictum. Erklärung siehe Text.

| Proben-ort | $\sum (n_i)$ | m | $C_{(\mu)}$ t(8/0,05) | $\frac{*}{m}$ |
|---|---|---|---|---|
| 70 A | 84 | 9,11 | ± 5,79 | 1,58+ |
| 70 B | 96 | 10,67 | ± 4,64 | 1,51+ |
| 70 C | 23 | 3,56 | ± 1,39 | 0,96 |
| 70 D | 32 | 2,56 | ± 0,95 | 0,84 |
| 70 E | 44 | 4,89 | ± 2,88 | 1,39+ |
| 50 A | 15 | 1,67 | ± 1,48 | 1,91+ |
| 50 B | 73 | 8,11 | ± 3,87 | 1,26+ |
| 50 C | 71 | 7,89 | ± 2,88 | 1,10 |
| 50 D | 30 | 3,33 | ± 3,35 | 2,41+ |
| 50 E | 34 | 3,78 | ± 1,87 | 1,15 |
| 30 A | 32 | 3,56 | ± 2,24 | 1,39+ |
| 30 B | 116 | 12,89 | ± 3,83 | 1,07 |
| 30 C | 141 | 13,78 | ± 7,88 | 1,48+ |
| 30 D | 38 | 4,22 | ± 1,87 | 1,10 |
| 30 E | 72 | 8,00 | ± 4,39 | 2,27 |
| 10 A | 17 | 1,89 | ± 0,69 | 0,71 |
| 10 B | 38 | 4,22 | ± 2,33 | 1,28+ |
| 10 C | 139 | 13,22 | ± 17,28 | 3,82+ |
| 10 D | 59 | 6,56 | ± 2,90 | 1,18+ |
| 10 E | 68 | 7,56 | ± 2,52 | 1,06 |

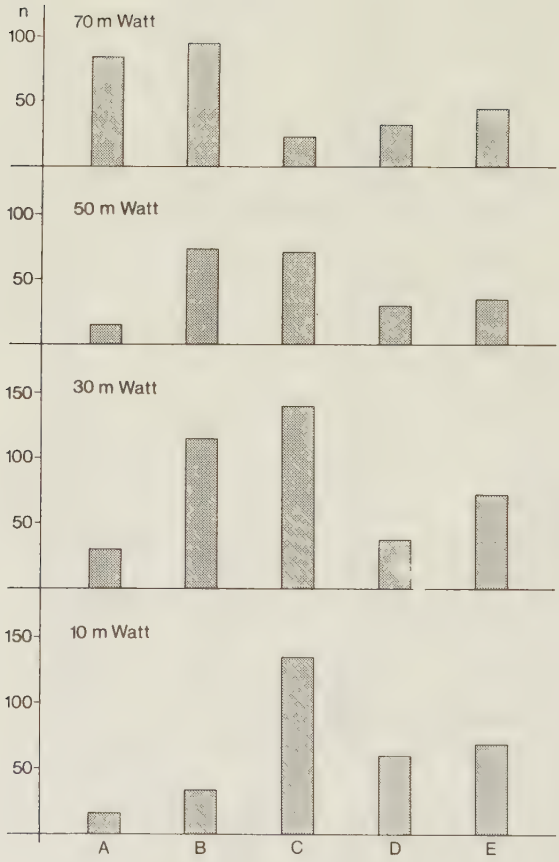



Abb. 76. Postmecynostomum pictum. Diagramm zur Horizontalverteilung. Juni 1973.

Tab. XVIII. Aphanostoma album. Erklärung siehe Text.

| Proben-ort | $\sum (n_i)$ | m | C(μ) t(8/0,05) | $\frac{*}{m}$ |
|---|---|---|---|---|
| 70 A | 75 | 8,33 | ± 7,93 | 2,41+ |
| 70 B | 175 | 19,44 | ± 11,60 | 1,56+ |
| 70 C | 13 | 1,44 | ± 0,95 | 0,71 |
| 70 D | 6 | 0,67 | ± 0,54 | 0,63 |
| 70 E | 22 | 2,44 | ± 1,80 | 1,52+ |
| 50 A | - | - | - | - |
| 50 B | 13 | 1,44 | ± 1,54 | 2,24+ |
| 50 C | 25 | 2,78 | ± 1,52 | 1,15 |
| 50 D | 3 | 0,33 | ± 0,54 | 2,50 |
| 50 E | 8 | 0,89 | ± 0,81 | 1,14 |
| 30 A | 17 | 1,89 | ± 1,40 | 1,41 |
| 30 B | 14 | 1,56 | ± 1,39 | 1,71+ |
| 30 C | 14 | 1,56 | ± 1,54 | 2,02+ |
| 30 D | 4 | 0,44 | ± 0,40 | 0,16 |
| 30 E | - | - | - | - |
| 10 A | 2 | 0,22 | ± 0,35 | 0,44 |
| 10 B | 5 | 0,56 | ± 0,77 | 2,53 |
| 10 C | 46 | 5,11 | ± 6,23 | 3,33+ |
| 10 D | 12 | 1,33 | ± 0,76 | 0,81 |
| 10 E | 65 | 7,22 | ± 5,35 | 1,79+ |

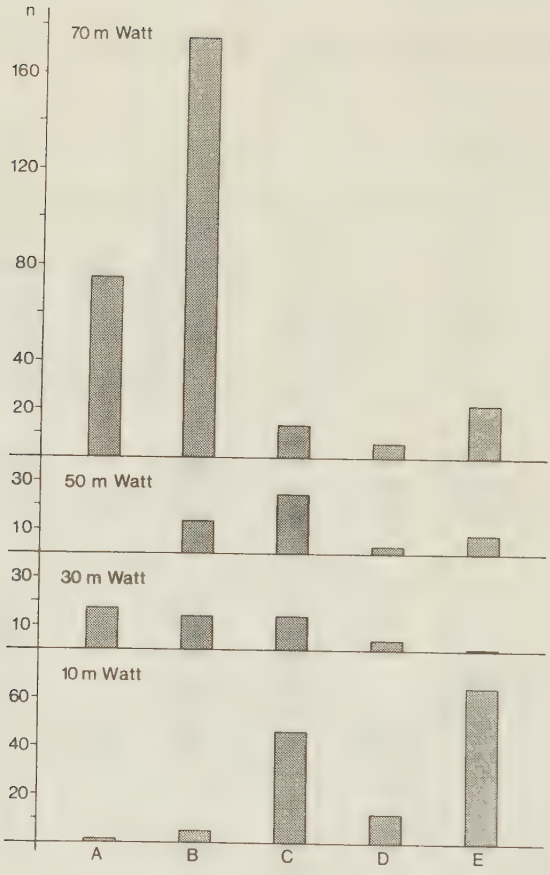



Abb. 77. Aphanostoma album. Diagramm zur Horizontal-verteilung. Juni 1973.

## F. Lebenszyklen

In ausgedehnten Kulturversuchen konnte APELT (1969) mit Archaphanostoma agile (Jensen), Pseudaphanostoma psammophilum Dörjes und Pseudohaplogonaria vacua Dörjes zeigen, daß Fortpflanzungsaktivitäten und Dauer und Lage der Reproduktionsperioden stark temperaturabhängig sind.

Aus der Ordnung Macrostomida wurde bisher nur Paromalostomum fusculum Ax von PAWLAK (1969) bearbeitet und ein einjähriger Entwicklungszyklus nachgewiesen.

Aus den Untersuchungen der Monatsprofile sowie den Erkenntnissen zusätzlicher Kontrollproben war es möglich, für 19 Arten beider Ordnungen Angaben über Lebenszyklen niederzulegen. In parallel laufenden Kulturversuchen bei unterschiedlichen Temperaturen und durch Hälterung von Individuen über einen längeren Zeitraum, bei denen die im Biotop gemessenen Temperaturen zugrunde gelegt wurden, konnten die Freilandbeobachtungen gestützt werden. Die Tiere in den Kulturen wurden mit Diatomeen aus dem Watt gefüttert.

In den folgenden Abbildungen sind die Raster und Symbole, soweit möglich, denen von SOPOTT (1973), EHLERS (1973) und HOXHOLD (1974) angeglichen: weiße Flächen = Jungtiere bis 300 µm lang ($J_1$); weiße Flächen bei Arten der Fam. Microstomidae = vegetative Vermehrungsphase (V); vertikale Schraffur = Jungtiere größer als 300 µm ($J_2$); schwarzgraue Raster = adulte Stadien (A); karierte Muster = Altersstadien (R).

Die Gruppierung $J_1$ umfaßt alle juvenilen Individuen, die eine Größe von 300 µm noch nicht überschritten haben. Diese Klassifikation wurde vorgenommen, um heranwachsende Populationen von eventuell nur temporär sterilen Individuen trennen zu können.

Bei den Arten der Microstomidae gehören der ersten Gruppe (V) jene Tiere an, die sich rein vegetativ durch Paratomie vermehren. Jungtiere unter 300 µm wurden hier nicht beobachtet.

Der zweiten Gruppe ($J_2$) werden alle juvenilen Individuen zugeordnet, die größer als 300 µm sind und noch keine Anlagen von Geschlechtsorganen erkennen lassen. Bei allen studierten Acoela können Stadien, die erst über einen relativ kurzen Zeitraum reproduktiv tätig waren, aufgrund von Klimaverschlechterungen steril werden. Sie bauen ihre Geschlechtsorgane sukzessive ab und sind von Jungtieren nicht mehr zu trennen. Treten wieder günstige klimatische Verhältnisse ein, werden Jungtiere und auch temporär sterile Individuen erneut fertil.

Zur dritten Stufe (A) zählen alle Stadien, die Fortpflanzungsfähigkeit erlangt haben. Die Mehrzahl der Acoela ist schwach protandrisch oder simultangeschlechtlich. In der Regel ist bei der Ausdifferenzierung der Geschlechtsorgane zuerst die Anlage des männlichen Genitalkomplexes zu erkennen. Wenn Testes und die Vesicula seminalis Sperma aufweisen, sind auch bereits kleine Oogonien differenziert. Eine Bursa seminalis wird immer erst nach Ausbildung des Ovars angelegt.

Die letzte Gruppe (R) umfaßt alle Individuen der postreproduktiven Phase. Stimuliert wird diese Phase von der Temperatur. Die Individuen unterscheiden sich von Jungtieren äußerlich durch ihre Körpergröße, Zunahme der Fragilität und farblichen Änderung. Gelegentlich können noch Spermareste, unscharfe Konturen des männlichen Genitalapparates und eventuell weiblicher Hilfseinrichtungen festgestellt werden. Ein charakteristisches Merkmal ist die starke Vakuolisierung. Bei einigen sehr empfindlichen Arten wie Haplogonaria syltensis, Atriofronta polyvacuola und Praeconvoluta minor werden verhältnismäßig wenig Altersstadien gefunden. Wahrscheinlich überstehen die fra-

gilen Alttiere die Prozedur der Extraktion durch die Seewasser-Eistechnik nicht.

Folgende Gesetzmäßigkeiten lassen sich aus den kontinuierlichen Beobachtungen von Freilandmaterial und den Kulturversuchen ablesen.

Sämtliche Entwicklungsprozesse der Acoela unterliegen einer strengen Abhängigkeit von der Temperatur (cf. APELT 1969; AX 1969). Aus Hälterungsversuchen bei verschiedenen Temperaturen konnte ein Bereich ermittelt werden, in dem die Wachstums- und Entwicklungsgeschwindigkeit einen maximalen Wert erreicht. In Tab. XIX ist ein Bereich für einige Arten zusammengestellt.

Tab. XIX. Dauer der Embryogenese und Postembryogenese einiger Acoela in bestimmten Temperaturbereichen.

| Arten | Embryogenese | Postembryogenese | Temperaturintervall |
|---|---|---|---|
| Simplicomorpha gigantorhabditis | 5-6 Tage+ | länger als 35 Tage | 12°-17° C |
| Paedomecynostomum bruneum | 6-7 Tage | 45-50 Tage | 8°-14° C |
| Pseudmecynostomum papillosum | 2-3 Tage | 22-26 Tage | 14°-18° C |
| Pseudaphanostoma psammophilum | 2-3 Tage | etwa 30 Tage | 8°-14° C |
| Aphanostoma album | 2-3 Tage | 25-30 Tage | 8°-14° C |
| Haplogonaria psammalia | 2-3 Tage | etwa 25 Tage | 8°-14° C |
| Atriofronta polyvacuola | 2-3 Tage | 18-22 Tage | 8°-14° C |
| Haplogonaria syltensis | 2-3 Tage | 18-22 Tage | 8°-14° C |
| Postmecynostomum pictum | 2-3 Tage | 18-20 Tage | 8°-14° C |

+ bei 10°-12° C, bei 16° C wurde kein Ergebnis erzielt.

Die Embryonal- und Postembryonalentwicklung bis zum voll geschlechtsreifen Tier läuft bei den Acoela gewöhnlich sehr schnell ab. Daher können während einer Reproduktionsphase mehrere Generationen heranwachsen. Eine längere Entwicklungszeit benötigen Simplicomorpha gigantorhabditis und Paedomecynostomum bruneum. Nur eine Generation pro Jahr tritt allein bei Praeconvoluta minor auf.

Die Arten der Macrostomida besitzen nur "Lebenszyklen mit einer genotypisch fixierten einjährigen Reproduktionsperiode" (AX 1969). Die Entwicklungsphasen sind auf bestimmte Jahreszeiten festgelegt. Nach der Reproduktionsperiode sterben alle adulten Individuen ab; Jungtiere bauen die Population wieder auf. Zwischen alter und neuer Generation ist eine Dormanz geschaltet.

Nach den Reproduktionsaktivitäten lassen sich für Acoela und Macrostomida zwei Kategorien aufstellen.

## I. Univoltiner Lebenszyklus

Praeconvoluta minor, Antromacrostomum armatum, Microstomum jenseni, Microstomum papillosum, Microstomum spiculifer, Myozona purpurea.

Die einzige Art unter den Acoela mit einem streng univoltinen, einjährigen Lebenszyklus stellt Praeconvoluta minor (Abb. 78). Dieser interessante Zyklus ist im Untersuchungsgebiet offenbar der einzige Fall einer ausschließlichen Reproduktion im Winter.

Die postembryonale Phase läuft im Frühjahr ab. Die neue Generation wächst heran und erreicht während des Sommers ihre maximale Körpergröße. Fallen im Herbst die Wassertemperaturen auf + 8° bis + 6° C ab, werden die männlichen Geschlechtsorgane angelegt. Ab Mitte Dezember sind die

ersten simultangeschlechtlichen Tiere mit ausgereiften Oocyten zu beobachten. Die Reproduktionsphase erstreckt sich bis ins Frühjahr hinein. Jetzt treten vermehrt Alttiere auf, die nach kurzer Zeit absterben. Die Reproduktionsphase setzt zwischen + 2° und + 6° C ein. Die Jungtiere schlüpfen bei etwa + 5° C.

Die Zyklen von Antromacrostomum armatum (Abb. 79) und Myozona purpurea (Abb. 80) sind einander sehr ähnlich. Die Postembryogenese erstreckt sich über die Monate Juni/Juli. Bei A. armatum kann unter Umständen der Schlüpfakt erst im September erfolgen. Bis zum Herbst ist die neue Generation herangewachsen. Die kältere Jahreszeit wird im juvenilen Stadium ($J_2$) verbracht. Im März/April treten die ersten Entwicklungsstadien mit männlichen Genitalanlagen auf. Die Hauptreproduktionsphase liegt im Mai/Juni. Im Juli/August sterben alle Altersstadien ab.

A. armatum ist durch eine geringe Eiproduktion gekennzeichnet. Im Ovar reift jeweils nur eine Oocyte heran.

Völlig anders verläuft der Lebenszyklus bei den Arten der Microstomidae. Hier tritt im Jahresgang temporär eine vegetative und generative Vermehrung gleichzeitig auf.

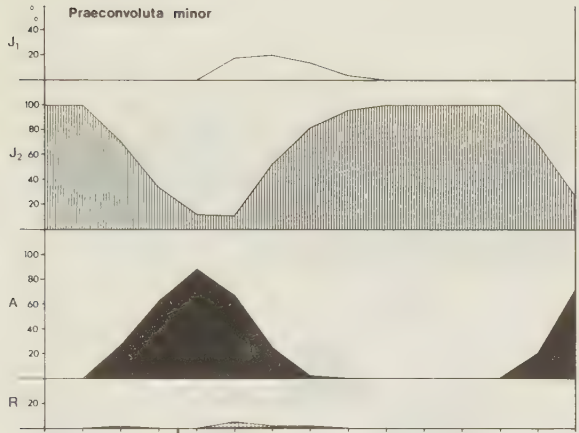
Microstomum jenseni (Abb. 81) lebt nahezu ganzjährig mit etwa einmonatiger Dormanz im Hochsommer. In die vegetative Vermehrung wird im Frühjahr kurzfristig eine geschlechtliche Periode eingeschaltet. Die Art ist protogyn.

Anfang Mai werden in den Tierketten simultan Geschlechtsorgane angelegt. Bald darauf treten in großer Zahl fertile Solitärtiere auf. Die alte Generation stirbt im Sommer ab.

Microstomum papillosum (Abb. 82) tritt nur von März bis Ende Juli in Erscheinung. Vegetative und generative Vermehrung überlappen auch hier. Ab Mai werden in den Zooiden zuerst männliche Geeschlechtsorgane angelegt. Das hintere Zooid ist dem vorderen in der Entwicklung stets voraus. Ende Mai treten die ersten fertilen Solitärtiere mit reifen Eizellen auf. Die Ruheperiode erstreckt sich über die Monate August bis Ende Februar.

Einen ähnlichen Entwicklungszyklus repräsentiert Microstomum spiculifer (Abb. 83). Auch hier liegt eine längere Dormanz vor, die sich jedoch im Gegensatz zu Microstomum papillosum über die erste Jahreshälfte ausdehnt.

Die vegetative Vermehrungsphase reicht von August bis in den Dezember hinein. Fertile Tiere können von August bis Ende Oktober auftreten. M. spiculifer ist ebenso wie M. papillosum protandrisch.




| | IX | X | XI | XII | I | II | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $J_1$ | | | | | | 18 | 20 | 14 | 4 | | | | | | |
| $J_2$ | 100 | 100 | 71 | 35 | 12 | 11 | 53 | 82 | 96 | 100 | 100 | 100 | 100 | 79 | 27 |
| A | | | 27 | 65 | 88 | 67 | 25 | 2 | | | | | | 21 | 71 |
| R | | | 2 | | | 5 | 2 | 2 | | | | | | | 2 |
| n | 23 | 143 | 81 | 34 | 60 | 352 | 193 | 1580 | 1066 | 200 | 72 | 118 | 284 | 175 | 249 |
| | 1972 | | | | 1973 | | | | | | | | | | |

Abb. 78. Praeconvoluta minor. Lebenszyklus.

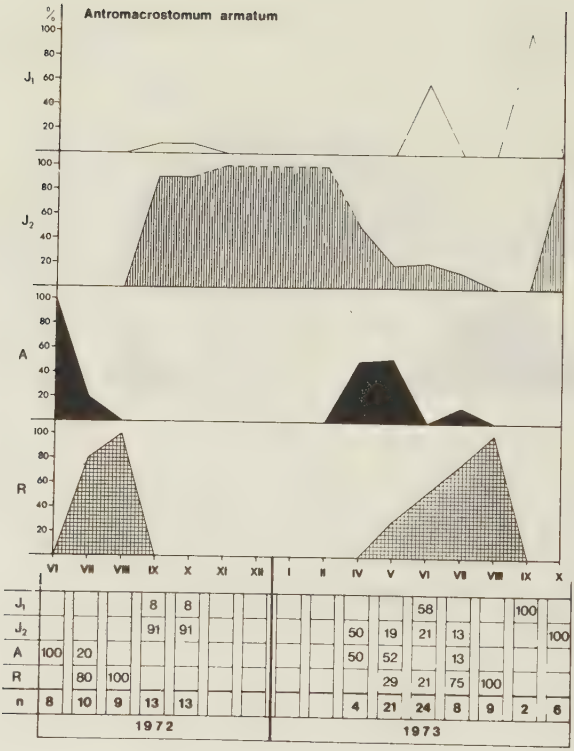



Abb. 79. Antromacrostomum armatum. Lebenszyklus.

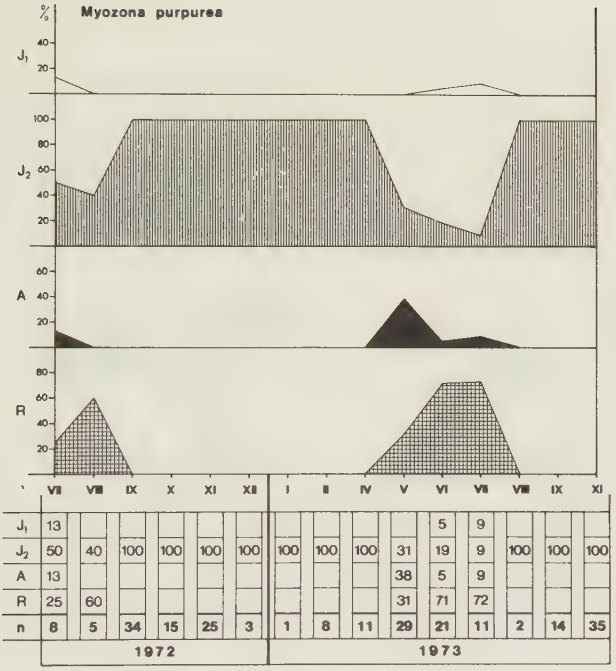



Abb. 80. Myozona purpurea. Lebenszyklus.

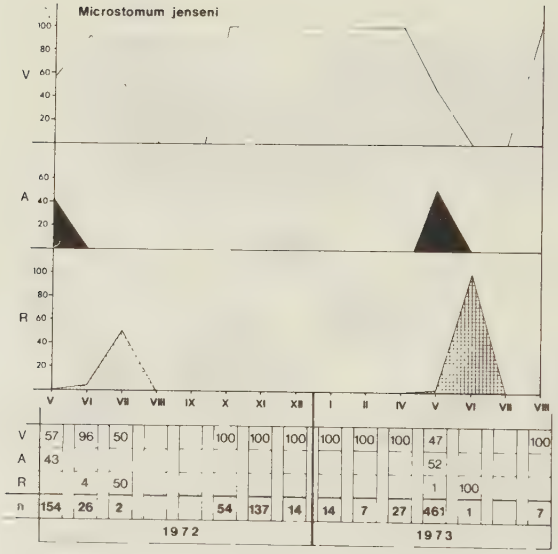



Abb. 81. Microstomum jenseni. Lebenszyklus.

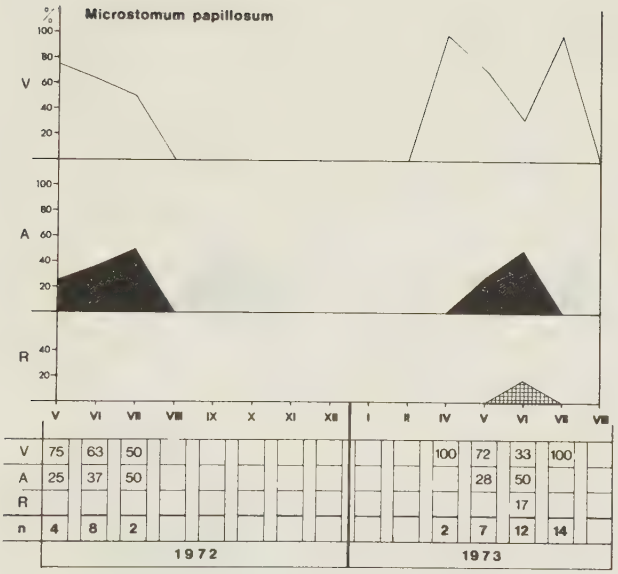



Abb. 82. Microstomum papillosum. Lebenszyklus.

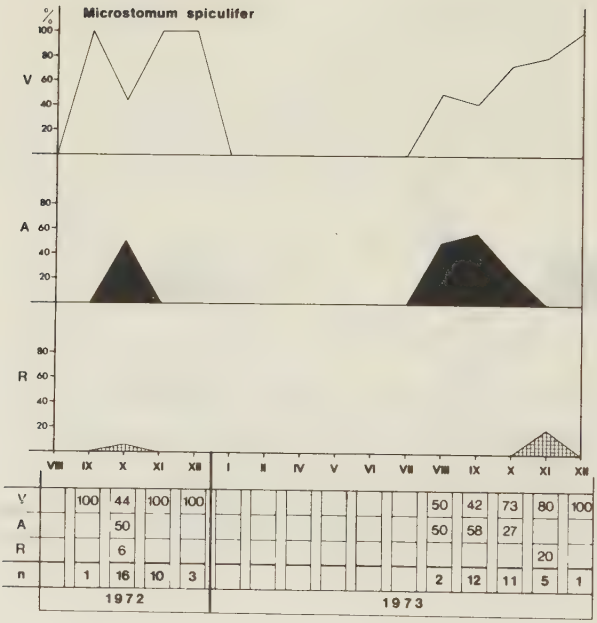



Abb. 83. Microstomum spiculifer. Lebenszyklus.

## II. Polyvoltiner Lebenszyklus

Mit einer Ausnahme besitzen alle acoelen Turbellarien einen polyvoltinen Lebenszyklus. Nach der Dauer der Geschlechtsreife pro Jahr lassen sich die Arten drei Gruppen zuordnen.

Die erste Gruppe wird von Arten gebildet, die im Jahresverlauf eine kontinuierliche Geschlechtsreife zeigen. Dabei bedeutet aber kontinuierliche Geschlechtsreife nicht unbedingt kontinuierliche Reproduktion (vgl. AX 1969, p. 89). Liegen z. B. im Winter sehr niedrige Temperaturen vor, so gerät der Reproduktionsprozeß ins Stocken, ohne daß die Geschlechtsprodukte resorbiert werden. Steigen aber die Temperaturen wieder leicht an, setzt die Reproduktion erneut ein.

In den beiden anderen Gruppen fasse ich Arten mit diskontinuierlicher Geschlechtsreife und einer begrenzten Geschlechtsreife pro Jahr zusammen. Hier werden während suboptimaler Zeiten alle Genitalorgane sukzessive abgebaut.

### 1. Arten mit kontinuierlicher Geschlechtsreife

Aphanostoma album, Atriofronta polyvacuola, Haplogonaria syltensis, Pseudaphanostoma psammophilum.

In vitro konnte APELT (1969) bei Temperaturkonstanz für Pseudaphanostoma psammophilum ein Lebensalter von über einem Jahr nachweisen. Populationen von Aphanostoma album und Atriofronta polyvacuola konnten von mir über 9 Monate gehältert werden, ohne daß bei den einzelnen Tieren Alterserscheinungen oder ein Nachlassen in der Eiproduktion zu erkennen waren.

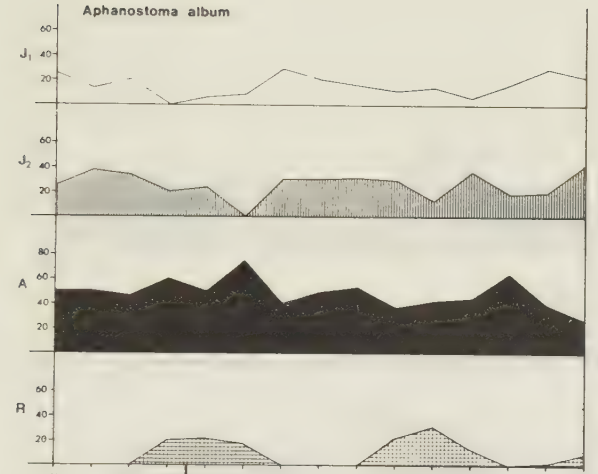
Haplogonaria syltensis allerdings konnte nur 2 1/2 bis 3 Monate am Leben gehalten werden, da die als Futter zur Verfügung stehenden Diatomeen nur zögernd aufgenommen wurden.

Es ist anzunehmen, daß unter optimalen Bedingungen alle vier Arten ein Alter erreichen, das ein Jahr weit übersteigt. Aus dieser Erkenntnis läßt sich für Arten mit kontinuierlicher Geschlechtsreife nur ein Lebenszyklus der Population aufzeigen (cf. APELT 1969). Die Frage nach der Lebensdauer von Einzelindividuen im Biotop ist nicht zu beantworten.

Die Zyklen von H. syltensis, Ps. psammophilum, A. album und A. polyvacuola bieten ein übereinstimmendes Bild. Die Hauptreproduktionsphasen fallen in die Zeit von April bis Juni und Oktober bis Dezember. Hohe und sehr tiefe Temperaturen lösen eine hohe Sterberate aus. Im Hochsommer und Winter sind Altersstadien prozentual sehr stark vertreten.

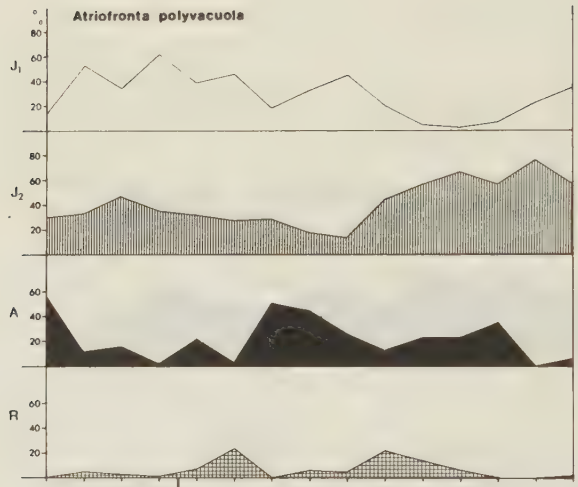
Eine Abnahme der Adulti von H. syltensis (Abb. 86) und Ps. psammophilum (Abb. 87) im Juli/August zeigt, daß extrem hohe Temperaturen auf diese Arten stärker limitierend wirken als auf A. album (Abb. 84) und A. polyvacuola (Abb. 85).

Atriofronta polyvacuola und Haplogonaria syltensis sind schwach protandrisch. Bei Aphanostoma album und Pseudaphanostoma psammophilum findet die Anlage männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane mehr oder weniger simultan statt.



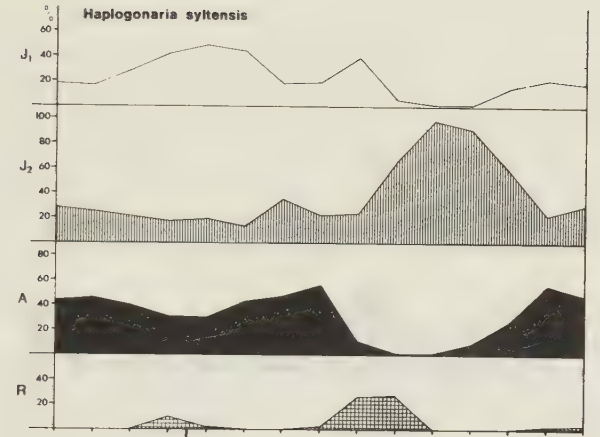

| | IX | X | XI | XII | I | II | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $J_1$ | 25 | 13 | 20 | | 6 | 8 | 29 | 20 | 16 | 11 | 14 | 6 | 17 | 39 | 22 |
| $J_2$ | 25 | 37 | 33 | 20 | 24 | | 30 | 30 | 31 | 29 | 13 | 36 | 18 | 20 | 42 |
| A | 50 | 50 | 47 | 60 | 50 | 75 | 40 | 49 | 53 | 37 | 42 | 44 | 64 | 39 | 29 |
| R | | | | 20 | 21 | 17 | | | | 22 | 31 | 13 | | 2 | 9 |
| n | 4 | 16 | 30 | 15 | 34 | 12 | 52 | 81 | 98 | 117 | 62 | 69 | 117 | 296 | 90 |
| | 1972 | | | | 1973 | | | | | | | | | | |

Abb. 84. Aphanostoma album. Lebenszyklus.



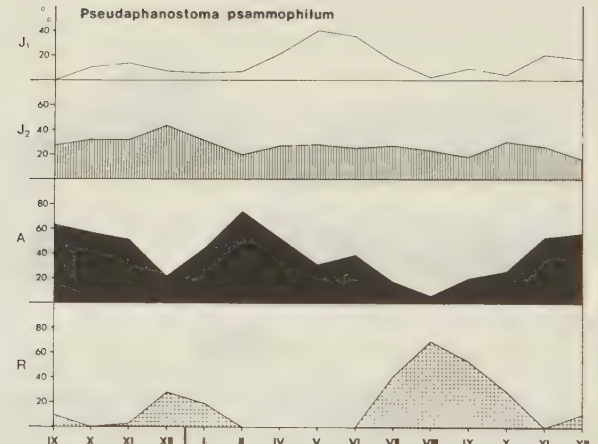

| | IX | X | XI | XII | I | II | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $J_1$ | 14 | 51 | 35 | 62 | 39 | 46 | 19 | 33 | 45 | 20 | 5 | 3 | 7 | 23 | 35 |
| $J_2$ | 30 | 33 | 46 | 35 | 32 | 28 | 29 | 18 | 14 | 45 | 57 | 67 | 57 | 77 | 57 |
| A | 56 | 12 | 16 | 2 | 22 | 3 | 51 | 45 | 36 | 13 | 23 | 23 | 35 | | 6 |
| R | | 5 | 3 | 1 | 7 | 24 | | 6 | 5 | 22 | 14 | 6 | | | 2 |
| n | 163 | 325 | 1545 | 340 | 397 | 1013 | 241 | 4628 | 4011 | 1498 | 682 | 556 | 252 | 403 | 967 |
| | 1972 | | | | 1973 | | | | | | | | | | |

Abb. 85. Atriofronta polyvacuola. Lebenszyklus.




| | IX | X | XI | XII | I | II | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $J_1$ | 18 | 17 | 29 | 42 | 49 | 44 | 18 | 19 | 39 | 5 | 1 | 1 | 15 | 21 | 18 |
| $J_2$ | 38 | 35 | 31 | 17 | 19 | 13 | 35 | 22 | 24 | 66 | 98 | 91 | 58 | 22 | 30 |
| A | 44 | 46 | 40 | 31 | 30 | 43 | 47 | 56 | 11 | 1 | 1 | 8 | 26 | 55 | 47 |
| R | | | | 10 | 2 | | | 2 | 26 | 27 | | | | 2 | 3 |
| n | 287 | 680 | 2364 | 1714 | 1809 | 2789 | 2958 | 5214 | 7280 | 3139 | 2034 | 1219 | 808 | 1573 | 1516 |
| | 1972 | | | | 1973 | | | | | | | | | | |

Abb. 86. Haplogonaria syltensis. Lebenszyklus.




| | IX | X | XI | XII | I | II | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $J_1$ | | 11 | 14 | 7 | 6 | 7 | 21 | 40 | 35 | 15 | 2 | 9 | 4 | 20 | 17 |
| $J_2$ | 27 | 32 | 32 | 43 | 31 | 20 | 27 | 28 | 25 | 27 | 23 | 18 | 30 | 26 | 16 |
| A | 63 | 57 | 51 | 21 | 44 | 74 | 53 | 31 | 39 | 17 | 6 | 20 | 26 | 53 | 56 |
| R | 9 | | 3 | 28 | 19 | | | | | 41 | 69 | 53 | 39 | | 11 |
| n | 11 | 19 | 37 | 14 | 16 | 15 | 34 | 141 | 353 | 207 | 184 | 96 | 23 | 15 | 64 |

Abb. 87. Pseudaphanostoma psammophilum. Lebenszyklus.

2. Arten mit diskontinuierlicher Geschlechtsreife im Jahr

Convoluella brunea, Antroposthia unipora, Haplogonaria psammalia, Microposthia listensis, Paedomecynostomum bruneum, Postmecynostomum pictum.

Convoluella brunea (Abb. 88) ist protandrisch. Simultangeschlechtliche Individuen sind im Jahresgang von Februar bis Juli und im Spätsommer/Herbst zu beobachten. In suboptimalen Zeiten nehmen senile und juvenile Tiere prozentual sehr stark zu. Während Alttiere in diesen Perioden absterben, werden Jungtiere nach Beendigung dieses Zeitraums fertil und leiten eine neue Fortpflanzungsphase ein.

Ein ähnliches Bild liefern Antroposthia unipora (Abb. 89) und Haplogonaria psammalia (Abb. 90). Fertile Tiere treten nur im Frühjahr und Spätsommer/Herbst auf. Der prozentuale Anteil seniler Individuen steigt zum Sommer und Winter sehr stark an. Die Alttiere sterben nach einiger Zeit ab. Jungtiere ($J_2$) bauen zu jeder Reproduktionsphase eine neue Population auf.

Bei Haplogonaria psammalia ist auffällig, daß zu Beginn jeder Reprosuktionsphase der Anteil sehr kleiner Tiere ($J_1$) prozentual höher ist als der geschlechtsreifer Individuen. Diese Jungtiere können demnach nur aus Gelegen der nächst zurückgelegenen Reproduktionsperiode stammen. Im Winter (Jan. 1973) trat vorübergehend Dormanz ein.

Ein Beispiel für eine ein- bis mehrmonatige Dormanz liefert Microposthia listensis (Abb. 91). Die Reproduktionsphasen erstrecken sich nur über relativ kurze Zeiträume im Jahr. Die Alttiere sterben sehr bald ab. Die Art ist protogyn.

Bei Paedomecynostomum bruneum (Abb. 92) nimmt die Entwicklung einen relativ langen Zeitraum in Anspruch. Die Tiere sind simultangeschlechtlich, wobei eine schwache Protandrie oder Protogynie gelegentlich auftreten kann.

Die Hauptreproduktionsperiode erstreckt sich über die Monate März bis Mitte Juli. In dieser Zeit können sie 2 Generationen entwickeln. Im Hochsommer werden die Genitalanlagen sukzessive abgebaut. Die Individuen haben im Herbst eine Körperlänge von 1,6 - 1,8 mm erreicht. Diese Tiere werden nun abermals geschlechtsreif, wenn die Temperaturen im Oktober und November nicht allzu rasch absinken, wie es 1972 (Abb. 1) der Fall war. Im extrem milden Winter 1972/73 wurden durchgehend adulte Tiere beobachtet. Altersstadien sterben bei einer Körperlänge von etwa 2,0 mm ab.

Bei Postmecynostomum pictum (Abb. 93) werden fünf Stufen unterschieden. Die Stadien $J_2$ und A sind zur Verdeutlichung in die Phasen $J_{2a}$ (Juvenilphase, Körperlänge 300 - 400 µm) und $J_{2b}$ (sterile Phase, Körperlänge 600 - 700 µm), Aa (erste Reproduktionsphase) und Ab (zweite Reproduktionsphase) aufgegliedert worden.

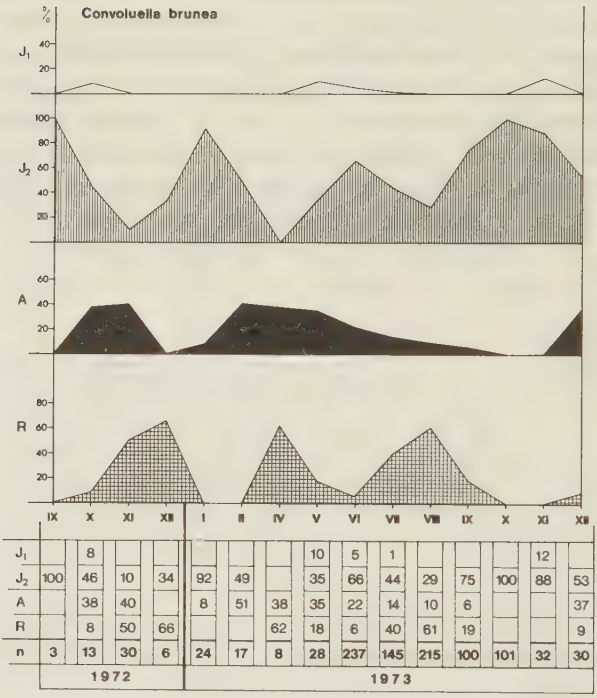
Jungtiere ($J_1$), die z. B. im Frühjahr schlüpfen, wachsen sehr schnell heran. Nach etwa 18 - 20 Tagen tritt bei einer Körpergröße von 400 - 500 µm Geschlechtsreife ein. Die Tiere sind protandrisch. Die erste Hauptreproduktionsphase (Aa) reicht bis in den Juli hinein. In dieser Zeit können schätzungsweise 4 - 5 Generationen entstehen. Während der hochsommerlichen Temperaturen bauen die Individuen ihre Genitalorgane sukzessive ab und wachsen während dieser Zeit ($J_{2b}$) auf eine Körperlänge von 600 - 700 µm heran (sterile Phase).

Sinken im September/Oktober die Temperaturen wieder unter 16° C, treten die Tiere in die zweite Hauptreproduktions-

phase (Ab) ein. Der Temperaturrückgang zum Winter läßt die Reproduktion definitiv abklingen. Die Individuen haben ihre maximale Körpergröße erreicht und sterben nach einiger Zeit ab.

Da sich auch im Spätsommer/Herbst Jungtiere entwickeln und noch Fertilität erlangen, treten zu jeder Periode immer zwei Entwicklungsformen gleichzeitig auf, die sich nur durch die Körpergröße voneinander unterscheiden.

Altersstadien sind sehr leicht an der Körpergröße und den Vakuolen im Verdauungsraum zu erkennen. In diesen Vakuolen sammeln sich ovale, flache, kristallin erscheinende Gebilde an, vermutlich Stoffwechselendprodukte.




| | IX | X | XI | XII | I | II | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $J_1$ | | 8 | | | | | | 10 | 5 | 1 | | | | 12 | |
| $J_2$ | 100 | 46 | 10 | 34 | 92 | 49 | | 35 | 66 | 44 | 29 | 75 | 100 | 88 | 53 |
| A | | 38 | 40 | | 8 | 51 | 38 | 35 | 22 | 14 | 10 | 6 | | | 37 |
| R | | 8 | 50 | 66 | | | 62 | 18 | 6 | 40 | 61 | 19 | | | 9 |
| n | 3 | 13 | 30 | 6 | 24 | 17 | 8 | 28 | 237 | 145 | 215 | 100 | 101 | 32 | 30 |
| | 1972 | | | | 1973 | | | | | | | | | | |

Abb. 88. Convoluella brunea. Lebenszyklus.

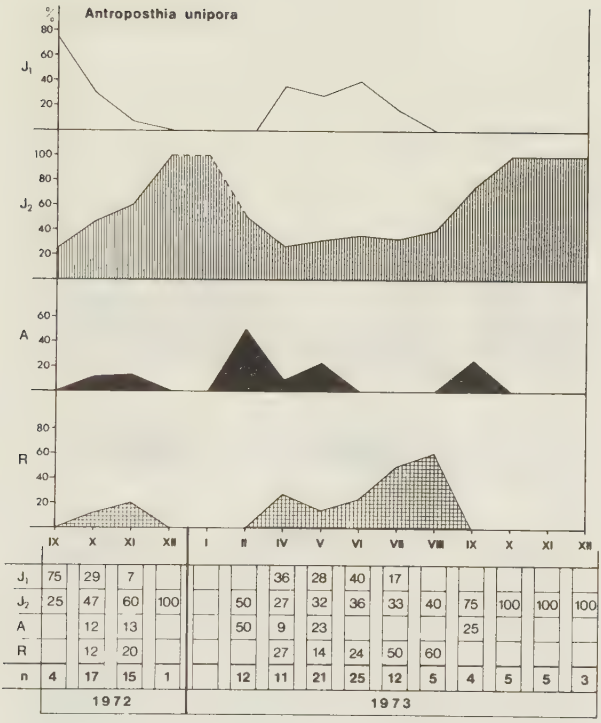



Abb. 89. Antroposthia unipora. Lebenszyklus.

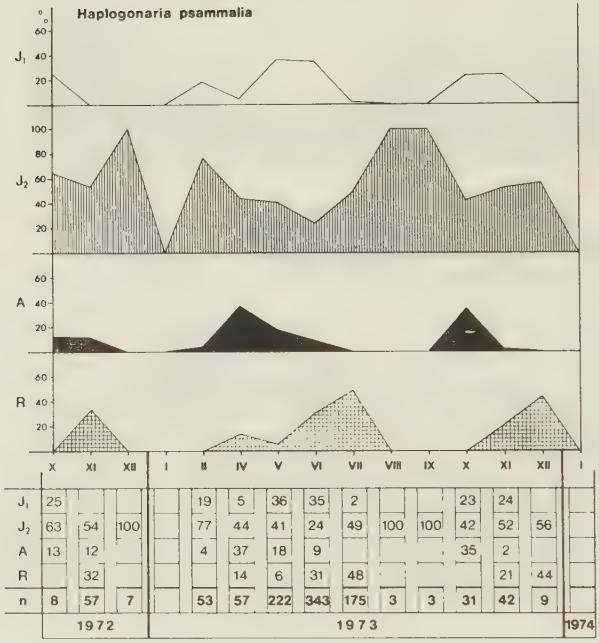



Abb. 90. Haplogonaria psammalia. Lebenszyklus.

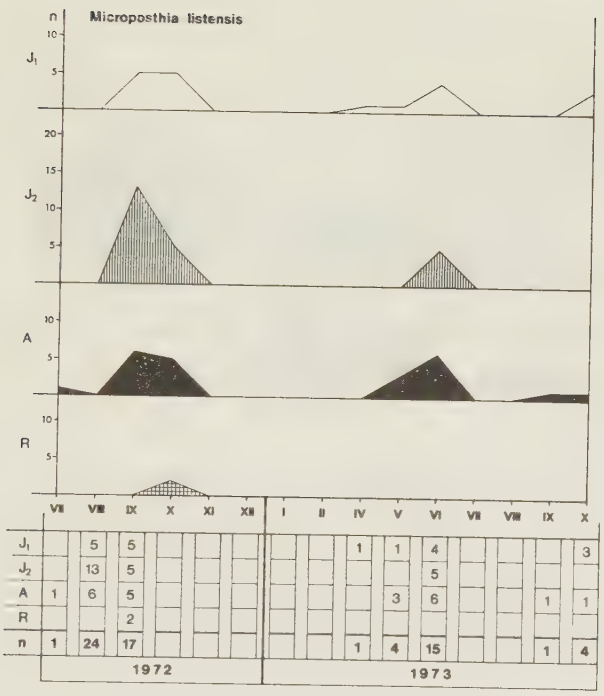
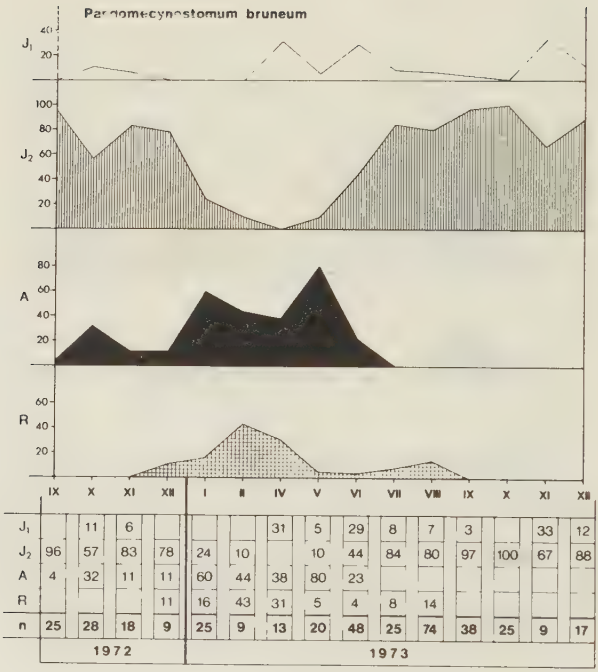
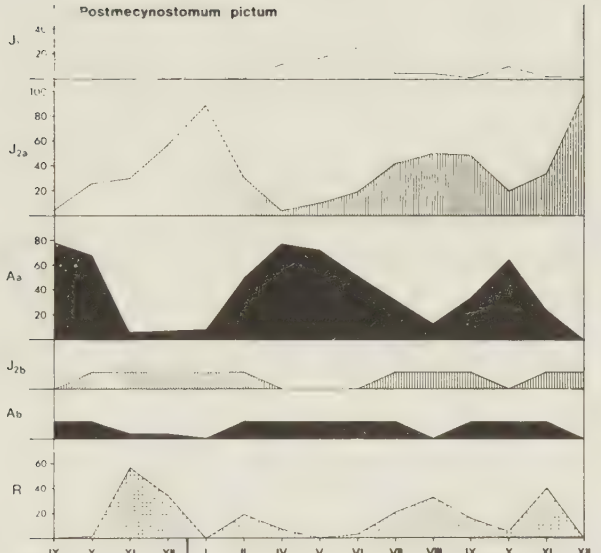



Abb. 91. Microposthia listensis. Lebenszyklus.




| | IX | X | XI | XII | I | II | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $J_1$ | | 11 | 6 | | | | 31 | 5 | 29 | 8 | 7 | 3 | | 33 | 12 |
| $J_2$ | 96 | 57 | 83 | 78 | 24 | 10 | | 10 | 44 | 84 | 80 | 97 | 100 | 67 | 88 |
| A | 4 | 32 | 11 | 11 | 60 | 44 | 38 | 80 | 23 | | | | | | |
| R | | | | 11 | 16 | 43 | 31 | 5 | 4 | 8 | 14 | | | | |
| n | 25 | 28 | 18 | 9 | 25 | 9 | 13 | 20 | 48 | 25 | 74 | 38 | 25 | 9 | 17 |

Abb. 92. Paedomecynostomum bruneum. Lebenszyklus.




| | IX | X | XI | XII | I | II | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $J_1$ | 16 | 4 | 6 | | 2 | | 12 | 17 | 26 | 5 | 5 | 1 | 10 | 2 | 2 |
| $J_2$ | 5 | 26 | 30 | 57 | 89 | 31 | 4 | 10 | 19 | 42 | 50 | 49 | 20 | 34 | 98 |
| A | 78 | 68 | 6 | 7 | 8 | 50 | 77 | 73 | 51 | 32 | 13 | 34 | 65 | 24 | |
| R | | 1 | 57 | 35 | | 19 | 7 | | 3 | 21 | 33 | 16 | 5 | 40 | |
| n | 37 | 69 | 63 | 14 | 49 | 32 | 57 | 127 | 288 | 300 | 359 | 221 | 167 | 93 | 47 |
| | | 1972 | | | | | | 1973 | | | | | | | |

Abb. 93. Postmecynostomum pictum. Lebenszyklus.

3. Arten mit einer begrenzten Geschlechtsreife im Jahr

Pseudmecynostomum papillosum, Simplicomorpha gigantorhabditis, Philomecynostomum lapillum.

Pseudmecynostomum papillosum ist protogyn. Fertile Tiere sind von April bis Oktober zu beobachten. Die ersten Altersstadien sind im Juli/August zu erkennen (Abb. 94). Mit dem Absinken der Temperaturen im Oktober wird die Eiproduktion eingestellt; der Prozentsatz an juvenilen und senilen Tieren nimmt zu. Nur die Jungtiere überwintern. Im Frühjahr des nächsten Jahres bauen diese Individuen wieder eine neue Population auf.

Am 7.5.1973 wurden 4 simultangeschlechtliche Tiere in Kultur genommen und bei + 16° C gehältert. Am 28.7. starb das erste Tier. Bis zu diesem Zeitpunkt war die Population auf 71 Individuen angewachsen. Die Nachkommen der zweiten Generation hatten schon wieder eine Größe von 600 µm erlangt.

Die Eiproduktion ist abhängig von der Ernährung (APELT 1969). Bei Pseudmecynostomum papillosum wurde festgestellt, daß vom Nahrungsangebot auch das Alter eines Tieres beeinflußt werden kann. Mit einem Überangebot an Nahrung versehene Individuen erreichten sehr schnell ihre maximale Körpergröße und starben nach 90 - 110 Tagen ab. Weniger gut mit Diatomeen gefütterte Tiere wuchsen bedeutend langsamer heran und erreichten eine wesentlich größere Lebensspanne. Nach 150 Tagen wurde die Kultur unterbrochen.

Der Lebenszyklus von Simplicomorpha gigantorhabditis (Abb. 95) ähnelt dem von Pseudmecynostomum papillosum. Simultangeschlechtliche Individuen sind von April bis Oktober zu beobachten.

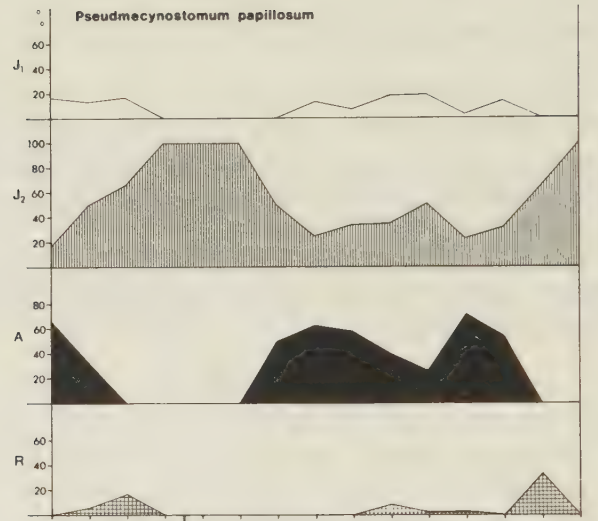
Jungtiere des Vorjahres bauen auch hier wieder die neue Population auf. Die voll ausgewachsenen Tiere der 1. Gene-

ration sind protogyn. Nach nur sehr kurzer Reproduktionsperiode sterben diese Tiere im Mai ab. Die nun neu entstehenden Generationen sind alle schwach protandrisch.

Altersstadien treten nach Einstellung der Eiproduktion noch über mehrere Monate hinweg auf, bevor sie absterben. Sie sind leicht am Vakuolenreichtum des Vorderendes, an der blassen Färbung und maximalen Größe zu erkennen.

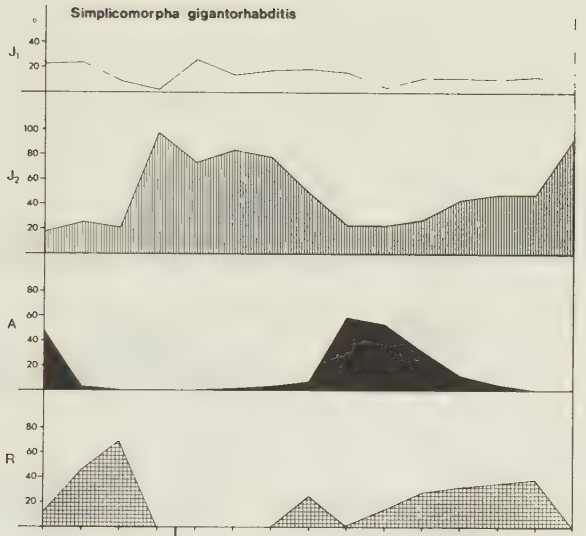
Bei Philomecynostomum lapillum (Abb. 96) können fertile Individuen von Februar bis Ende Oktober auftreten. Die maximale Entfaltung liegt ebenso wie bei Simplicomorpha gigantorhabditis und Pseudmecynostomum papillosum im Juli/August.

Die Art ist protandrisch. Juveniltiere legen bei einer Größe von 0,6 mm erst Testes und dann das männliche Kopulationsorgan an.




| | IX | X | XI | XII | I | II | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $J_1$ | 17 | 13 | 17 | | | | | 13 | 7 | 18 | 19 | 3 | 14 | | |
| $J_2$ | 17 | 50 | 66 | 100 | 100 | 100 | 50 | 25 | 34 | 35 | 51 | 23 | 32 | 66 | 100 |
| A | 66 | 31 | | | | | 50 | 63 | 58 | 40 | 27 | 71 | 54 | | |
| R | | 6 | 17 | | | | | | | 8 | 2 | 3 | | 33 | |
| n | 6 | 16 | 6 | 4 | 1 | 2 | 6 | 8 | 29 | 40 | 99 | 35 | 22 | 6 | 8 |
| | 1972 | | | | 1973 | | | | | | | | | | |

Abb. 94. Pseudmecynostomum papillosum. Lebenszyklus.




| | IX | X | XI | XII | I | II | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $J_1$ | 23 | 24 | 9 | 2 | 26 | 14 | 18 | 19 | 17 | 4 | 12 | 12 | 11 | 13 | 8 |
| $J_2$ | 18 | 26 | 21 | 98 | 74 | 84 | 78 | 49 | 23 | 23 | 28 | 44 | 48 | 48 | 92 |
| A | 48 | 3 | | | | 1 | 3 | 7 | 59 | 53 | 32 | 12 | 5 | | |
| R | 11 | 46 | 69 | | | | | 25 | 1 | 19 | 28 | 32 | 35 | 38 | |
| n | 417 | 737 | 911 | 48 | 449 | 73 | 93 | 490 | 568 | 774 | 504 | 1565 | 501 | 681 | 276 |
| | 1972 | | | | 1973 | | | | | | | | | | |

Abb. 95. Simplicomorpha gigantorhabditis. Lebenszyklus.

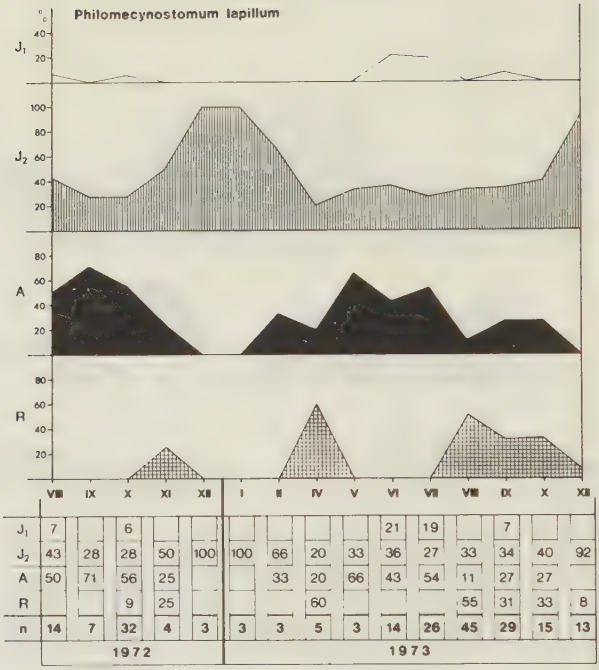



Abb. 96. Philomecynostomum lapillum. Lebenszyklus.

## Vergleichende Betrachtung der Lebenszyklen

Frühere Untersuchungen über Turbellarien des Gezeitensandstrands Sylt (PAWLAK 1969; SOPOTT 1973; EHLERS 1973; HOXHOLD 1974) zeigen an, daß der Typ des univoltinen Lebenszyklus mit einer Generation pro Jahr in allen Gruppen vorherrschend ist. Ebenso haben alle hier besprochenen Macrostomida nur eine einzige Fortpflanzungsperiode im Jahr, die mit einer Ausnahme (Microstomum spiculifer) in das Frühjahr fällt.

Einen streng univoltinen Zyklus mit einer Generation besitzt unter den Acoela nur Praeconvoluta minor. Die Reproduktionsphase läuft dabei in den Wintermonaten ab.

Da im geschilderten Temperaturbereich die Embryonal- und Postembryonalentwicklung bis zum fertilen Tier bei sehr vielen Arten in 3 - 4 Wochen abgeschlossen ist, dominiert bei den hier untersuchten acoelen Turbellarien ein polyvoltiner Zyklus. Eine längere Entwicklung (45 - 50 Tage) ist nur für Paedomecynostomum bruneum und Simplicomorpha gigantorhabditis anzusetzen.

Aufgrund der Temperaturintervalle, die aus Kulturversuchen ermittelt wurden, ist es möglich, die Zahl der Generationen pro Reproduktionsperiode abzuschätzen.

Die Hauptreproduktionsphasen der Arten mit kontinuierlicher Geschlechtsreife (Aphanostoma album, Atriofronta polyvacuola, Haplogonaria syltensis, Pseudaphanostoma psammophilum) fallen in die Zeit von April bis Juni und Oktober bis Dezember. Die Reproduktionsaktivität in klimatisch ungünstigen Zeiten nimmt sehr schnell ab, obwohl auch im Hochsommer und Winter fertile Tiere auftreten.

Im Jahresverlauf können Haplogonaria syltensis und Atriofronta polyvacuola schätzungsweise 8 - 10 Generationen entwickeln. Bei Aphanostoma album und Pseudaphanostoma psammophilum dürften aber wohl höchstens 6 - 8 Generationen entstehen.

Arten mit diskontinuierlicher Geschlechtsreife (Antroposthia unipora, Convoluella brunea, Haplogonaria psammalia, Microposthia listensis, Paedomecynostomum bruneum, Postmecynostomum pictum) sind durch Hauptfortpflanzungsphasen im Frühjahr und Herbst charakterisiert. Im Sommer und Winter zeigen diese Individuen keine Fortpflanzungsaktivität. Es existieren nur juvenile und sterile Tiere. Bei Microposthia listensis werden die Entwicklungsphasen sogar durch Ruheperioden im Hochsommer und Winter unterbrochen.

Während der Reproduktionsperiode im Frühjahr dürften Haplogonaria psammalia 3 Generationen und Postmecynostomum pictum 4 - 5 Generationen entwickeln. Da die Reproduktionsphasen im Herbst wesentlich kürzer sind als im Frühjahr, könnte erstere Art pro Jahr etwa 4 - 5 und P. pictum wohl 6 - 7 Generationen hervorbringen. Paedomecynostomum bruneum benötigt zur Entwicklung einen relativ langen Zeitraum, daher werden bei dieser Art wohl kaum mehr als 3 Generationen pro Jahr heranwachsen.

Arten mit einer begrenzten Geschlechtsreife im Jahr sind Philomecynostomum lapillum, Pseudmecynostomum papillosum und Simplicomorpha gigantorhabditis. Die größte Fortpflanzungsaktivität fällt in die Zeit von Mai bis September. Pseudmecynostomum papillosum wird im Sommer maximal 4 Generationen entwickeln können. Dagegen kann Simplicomorpha gigantorhabditis infolge längerer Entwicklungsdauer wohl nur 2 Generationen pro Jahr erzeugen.

EHLERS (1973) konnte für eine Reihe von Neorhabdocoela eine räumliche Verteilung im Eulitoral in Beziehung zur Art der Fortpflanzung setzen. Eine derartige Tendenz zeichnet sich auch bei den acoelen Turbellarien ab, die eine diskontinuierliche Geschlechtsreife besitzen. Spezies, die in tieferen Zonen des Sandhangs (Microposthia listen-

sis, Antroposthia unipora) und Watt (Haplogonaria psammalia) leben, besitzen alle einen Entwicklungszyklus, der im Jahresgang zeitlich limitierte Reproduktionsphasen aufweist.

Die Arten mit kontinuierlicher Geschlechtsreife leben in oberflächigen Schichten. In den oberen Sedimenten siedelt aber auch Praeconvoluta minor, die bisher als einzige acoele Art durch einen streng univoltinen Zyklus mit einer besonders niedrigen Temperaturpraeferenz charakterisiert ist.

Die beiden nahverwandten Arten Microstomum papillosum und Microstomum spiculifer liefern ein Beispiel einer temporär differenten Koexistenz ("coexistence principle" DEBACH 1966; "Konkurrenzausschlußprinzip" WESTHEIDE 1972). Beide Arten siedeln im Quellhorizont des unteren Sandhangs. Die Nischendifferenzierung gründet sich auf eine zeitlich unterschiedene Fortpflanzungsphase mit anschließender Ruheperiode.

## Zusammenfassung

Am mittel-lotischen Strandabschnitt vor der alten Litoralstation wurden in den Jahren 1972/73 quantitativ ökologische Studien zur Populationsdynamik und Verteilung mesopsammaler Acoela und Macrostomida durchgeführt.

Die Abhandlung der insgesamt 25 Spezies erfolgt über eine Dreigliederung des eulitoralen Strandes in Sandhang-, Hang-Watt- und Wattbewohner. Diese Abschnitte sind durch gleiche abiotische und biotische Faktoren charakterisiert.

Die größte Besiedlungsdichte liegt im Hang-Watt-Bereich. Dagegen ist sie im Sandhang ausgesprochen schwach. Hier wird nur das Küstengrundwasser und ein schmaler Bereich oberhalb der Grundwasserlinie besiedelt. Die absolute vertikale Siedlungsgrenze scheint mit 45 cm im Grundwasser noch nicht erreicht zu sein.

Im Watt leben Acoela und Macrostomida bevorzugt in den oberen oxidativen Sedimentschichten. Als einzige Art vermag Oligofilomorpha interstitiophilum in die dunkle Reduktionszone einzudringen.

Jahresperiodische, horizontale wie vertikale Migrationen als Reaktion auf den annuellen Wechsel der Temperatur sind für eine Reihe von Arten dokumentiert.

Hang-Watt-Migranten mit einer winterlichen Verlagerung der Siedlungsschwerpunkte in den unteren Sandhang sind Atriofronta polyvacuola, Haplogonaria syltensis, Paedomecynostomum bruneum, Philomecynostomum lapillum, Pseudaphanostoma psammophilum und Simplicomorpha gigantorhabditis. Ausschließlich in tieferen Sedimentschichten

des unteren Sandhangs überwintern Atriofronta polyvacuola und Simplicomorpha gigantorhabditis.

Eine winterliche und sommerliche Vertikalmigration wird für Praeconvoluta minor konstatiert.

Eine jahreszeitliche Verlagerung mit winterlichem Schwerpunkt der Besiedlung im seeseitigen Wattbereich weisen Aphanostoma album, Postmecynostomum pictum und Microstomum jenseni auf.

Im Jahresgang zeigen Acoela und Macrostomida eine deutliche Abundanzdynamik. Diese ist bei den Acoela sehr stark von der Temperatur abhängig.

Noch bevor die sommerlichen Temperaturen ihren Extremwert erreichen, erlangen folgende Arten das Abundanzmaximum: Actinoposthia biaculeata, Antromacrostomum armatum, Antroposthia unipora, Atriofronta polyvacuola, Haplogonaria psammalia, Haplogonaria syltensis, Microposthia listensis, Microstomum jenseni, Microstomum papillosum, Praeconvoluta minor und Pseudaphanostoma psammophilum.

Die Höchstwerte der Temperatur und der Populationsentfaltung fallen zusammen bei Paedomecynostomum bruneum, Postmecynostomum pictum (?), Pseudmecynostomum papillosum und Philomecynostomum lapillum.

Nachdem der Höhepunkt der Temperaturen überschritten ist, erlangen ihre maximale Besiedlungsdichte Aphanostoma album, Microstomum spiculifer, Myozona purpurea und Simplicomorpha gigantorhabditis.

Nach dem Prinzip des "mean crowding" wurde versucht, die Dispersion der Mikrofauna des Sandwatts zu analysieren. Über ein größeres Areal des Wattes zeigen die Acoela ein teilweise sehr differentes Verteilungsbild. Im strandnahen Bereich sind Atriofronta polyvacuola und Pseudaphanostoma psammophilum sehr heterogen und Haplogonaria syl-

tensis und Simplicomorpha gigantorhabditis relativ homogen dispergiert. Die Verteilung der Arten des Sandwattes ist mehr oder weniger zufällig. Stellenweise stark aggregiert kann Aphanostoma album auftreten.

Die Lebenszyklen für 19 Arten werden aufgeschlüsselt. Alle Macrostomida, aber nur ein Vertreter der Acoela haben den bei den Turbellarien sonst verbreiteten univoltinen Typus. Die Acoela repräsentieren sich als ausgesprochen polyvoltin.

I. Univoltiner Zyklus

Vertreter dieses Typs sind Praeconvoluta minor (Acoela), Antromacrostomum armatum, Microstomum jenseni, Microstomum papillosum, Microstomum spiculifer und Myozona purpurea (Macrostomida).

II. Polyvoltiner Zyklus

Vertreter mit kontinuierlicher Geschlechtsreife sind Aphanostoma album, Atriofronta polyvacuola, Haplogonaria syltensis und Pseudaphanostoma psammophilum. Hier bedeutet aber kontinuierliche Geschlechtsreife nicht unbedingt kontinuierliche Reproduktion. Treten z. B. tiefere Temperaturen auf, werden die Geschlechtsprodukte nicht abgebaut, sondern der Reproduktionsprozeß gerät lediglich ins Stocken. Bei steigender Tendenz der Temperaturen werden sofort alle Eier abgelaicht. Während der Hauptreproduktionsphasen pro Jahr können Haplogonaria syltensis und Atriofronta polyvacuola schätzungsweise 8 - 10 Generationen, Aphanostoma album und Pseudaphanostoma psammophilum aber nur höchstens 6 - 8 Generationen entwickeln.

Eine diskontinuierliche Geschlechtsreife haben Antroposthia unipora, Convoluella brunea, Haplogonaria psammalia, Microposthia listensis, Paedomecynostomum bruneum

und Postmecynostomum pictum. Während eines Jahres dürften Haplogonaria psammalia schätzungsweise 4 - 5 Generationen und Postmecynostomum pictum 6 - 7 Generationen entwickeln. Da Paedomecynostomum bruneum zur Entwicklung einen längeren Zeitraum in Anspruch nimmt, können bei dieser Art höchstens 3 Generationen pro Jahr heranwachsen.

Arten mit einer begrenzten Geschlechtsreife sind Philomecynostomum lapillum, Pseudmecynostomum papillosum und Simplicomorpha gigantorhabditis. Pseudmecynostomum papillosum wird während einer Fortpflanzungsperiode maximal 4 Generationen entwickeln können. Aufgrund der längeren Individualentwicklung kann dagegen Simplicomorpha gigantorhabditis wahrscheinlich nur 2 Generationen im Jahr erzeugen.

## Literatur

APELT, G.: Fortpflanzungsbiologie, Entwicklungszyklen und vergleichende Frühentwicklung acoeler Turbellarien. Marine Biology 4, 267-325 (1969).

AX, P.: Populationsdynamik, Lebenszyklen und Fortpflanzungsbiologie der Mikrofauna des Meeressandes. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Innsbruck 1968, Leipzig, 66-113 (1969).

BRINCK, P., E. DAHL u. WIESER, W.: On the littoral subsoil fauna of the Simrishamm Beach in Eastern Scania. Kungl. fysiogr. Sällsk. Lund Förh. 25, 1-12 (1955).

DEBACH, P.: The competitive displacement und coexistence principles. Ann. Rev. Entomol. 11, 183-212 (1966).

DÖRJES, J.: Die Acoela (Turbellaria) der deutschen Nordseeküste und ein neues System der Ordnung. Z. Zool. Syst. Evolutionsforschg. 6, 56-452 (1968a).

-: Zur Ökologie der Acoela (Turbellaria) in der Deutschen Bucht. Helgoländer wiss. Meeresunters. 18, 78-115 (1968b).

EHLERS, U.: Zur Populationsstruktur interstitieller Typhloplanoida und Dalyellioida (Turbellaria, Neorhabdocoela). Mikrofauna d. Meeresbodens 19, 1-105 (1973).

FAUBEL, A.: Die Acoela (Turbellaria) eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. Mikrofauna d. Meeresbodens 32, 1-58 (1974a).

-: Macrostomida (Turbellaria) von einem Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. Mikrofauna d. Meeresbodens 45, 1-32 (1974b).

FENCHEL, T., B. O. JANSSON u. W. von THUN: Vertical and horizontal distribution of the metazoan and of some physical factors in a sandy beach in the northern part of the Öresund. Ophelia 4, 227-243 (1967).

HARTWIG, E.: Die Ciliaten des Gezeiten-Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. II. Ökologie. Mikrofauna des Meeresbodens 21, 1-171 (1973).

HOXHOLD, S.: Populationsstruktur und Abundanzdynamik interstitieller Kalyptorhynchia. Mikrofauna d. Meeresbodens 41, 1-134 (1974).

JANSSON, B. O.: Diurnal and annual variations of temperature and salinity of interstitial water in sandy beaches. Ophelia 4, 173-201 (1967).

-: Quantitative and experimental studies of the interstitial fauna of sandy beaches. J. exp. Mar. Biol. Ecol. 1, 123-143 (1968).

KARLING, T. G.: Turbellarian fauna of the baltic proper. Identification, ecology and biography. Fauna Fennica 27, 1-101 (1974).

LINKE, O.: Die Biota des Jadebusens. Helgoländer wiss. Meeresunters. 1, 201-348 (1939).

LLOYD, M.: Mean crowding. J. Anim. Ecol. 36, 1-30 (1967)

LUTHER, A.: Die Turbellarien Ostfennoskandiens I. Acoela, Catenulida, Macrostomida, Lecithoepitheliata, Prolecithophora und Proseriata. Soc. Fauna Flora Fenn. 7, 1-155 (1960).

PAWLAK, R.: Zur Systematik und Ökologie (Lebenszyklen, Populationsdynamik) der Turbellarien-Gattung Paromalostomum. Helgoländer wiss. Meeresunters. 19, 417-454 (1969).

PIELOU, E. C.: An introduction to mathematical ecology. Wiley and Sons, New York (1969).

RENAUD-DEBYSER, J.: Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (Bassin d'Arcachon, Ile de Bimini, Bahamas). Vie et Milieu, Suppl. 15, 1-157 (1963).

SCHMIDT, P.: Die quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeiten-Sandstrand der Nordseeinsel Sylt. I. Faktorengefüge und biologische Gliederung des Lebensraumes. Int. Revue ges. Hydrobiol. 53, 723-779 (1968).

SOPOTT, B.: Jahreszeitliche Verteilung und Lebenszyklen der Proseriata (Turbellaria) eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. Mikrofauna d. Meeresbodens 15, 1-106 (1973).

UHLIG, G., H. THIEL u. J. S. GRAY: The quantitative separation of meiofauna. Helgoländer wiss. Meeresunters. 25, 173-195 (1973).

WESTHEIDE, W.: Monographie der Gattungen Hesionides Friederich und Microphthalmus Mecznikow (Polychaeta, Hesionidae). Ein Beitrag zur Organisation und Biologie psammobionter Polychaeten. Z. Morph. Ökol. Tiere 61, 1-159 (1967).

-: Zur quantitativen Verteilung von Bakterien und Hefen in einem Gezeitenstrand der Nordseeküste. Marine Biology 1, 336-337 (1968).

-: Räumliche und zeitliche Differenzierungen im Verteilungsmuster der marinen Interstitialfauna. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Helgoland 1971, Stuttgart, 23-32 (1972).

## Lebenslauf

Als Sohn des praktischen Arztes Eberhard Faubel und seiner Ehefrau Agatha geb. Schulte wurde ich am 30. September 1942 in Hildesheim geboren. Ich bin röm. kath. Konfession und besitze die deutsche Staatsangehörigkeit.

Im Jahre 1949 wurde ich zu Ostern in Groß-Düngen bei Hildesheim eingeschult. Nach der 5. Volksschulklasse legte ich erfolgreich die Aufnahmeprüfung zur Oberschule der Franziskaner in Ottbergen ab. Im Jahre 1958 wechselte ich zum Gymnasium Josephinum nach Hildesheim über. Nach weiteren dreieinhalb Jahren an dieser Schule kam ich zum Herbst 1962 in die Obersekunda des Privatgymnasiums Dr. Chmiel in München. Diese Schule verließ ich nach bestandenem Vorabitur. Ich fand Aufnahme in der Stiftsschule St. Johann in Amöneburg bei Marburg.

Nach dem Abitur im Herbst 1966 immatrikulierte ich mich im WS desselben Jahres an der Philipps-Universität in Marburg als Student der Naturwissenschaften mit der Fachrichtung Biologie. Ab SS 1968 besuchte ich für zwei Semester die Universität zu Köln und immatrikulierte mich danach zum SS 1969 an der Georg-August-Universität in Göttingen.

Nach der bestandenen Diplom-Biologen-Hauptprüfung 1972 und Fertigstellung der Diplomarbeit mit dem Thema "Die Acoela (Turbellaria) eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt", erhielt ich von meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. P. Ax, das vorliegende Dissertationsthema.